SHOUT
SHARE
IT

S.641.B.

89e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XVIII. Nos 1 et 2.

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES
NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVIII. — Nos 1 et 2

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1913

Paris, 30 fr. — Départements et Étranger, 32 fr.
Ce cahier a été publié en Octobre 1913.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (en cours de publication). Chaque année.		30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.
22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Étranger.............. 30 fr.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVIII

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

PARIS
MASSON ET C^ie^, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1913

Droits de reproduction, de traduction et d'adaptation réservés.

CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE DE L'INFLUENCE DU MILIEU AQUATIQUE SUR LES RACINES DES ARBRES

Par GEORGES BONDOIS

Les premiers botanistes qui s'intéressèrent à l'influence du milieu sur les divers membres de la plante n'envisagèrent guère la question qu'au point de vue de la morphologie externe. Il faut arriver jusqu'au travail de M. Costantin sur les adaptations des tiges à la vie souterraine et aquatique pour trouver une étude logique qui ne s'arrête pas à la simple forme, mais pénètre jusqu'à la structure intime.

Il en est exactement de même pour ce qui est de l'étude des variations soit morphologiques, soit anatomiques de la racine sous l'influence du milieu. Tout ce que l'on sut pendant longtemps fut dû aux hasards de germination sur des milieux différents. Ce ne sont encore que des observations de morphologie macroscopique. Maxwell Masters (1) et Mer (2) avaient surtout considéré les poils radicaux. Et c'est à cela que s'est bornée quelque temps la connaissance des modifications que peut causer à une racine l'ambiance dans laquelle elle végète. Les poils radicaux, médiocrement allongés dans la terre, prennent des dimensions exagérées dans l'air humide pour, au contraire, se réduire à néant dans l'eau. Ces observations semblent cependant un peu superficielles, d'autant plus que les faits signalés plus haut souffrent de nombreuses exceptions : ainsi, les Graminées développées de façon à ce que les racines plongent dans l'eau, présentent un développement assez important de poils radicaux. C'est encore M. Costantin qui a, le premier, pénétré plus au cœur de la question (1). Dans son étude, M. Costantin a appliqué sa double méthode d'observation directe et d'expérimentation. Il a entièrement laissé de côté les racines de structure secondaire, pour ne s'intéresser qu'aux racines primaires.

---

(1) Notes on root-hairs and root-growth (*Journal of the R. Hortical Soc.*, 22 avril, 1879).

(2) De la constitution des poils radicaux (*Association française pour l'avancement des sciences*, 1886).

Dans ce travail, je me suis proposé de rechercher les influences du milieu aquatique sur la racine en m'adressant uniquement aux phénomènes que je pouvais rencontrer dans la nature. J'ai choisi pour sujet d'étude les arbres ou plantes ligneuses qui, poussant au bord des eaux, envoient accidentellement des racines dans le milieu humide, et j'ai essayé de constater les différences entre ces racines aquatiques et les racines terrestres des mêmes espèces; ce qui avait nécessairement pour résultat de me faire observer des racines secondaires.

Avant de commencer l'exposé de mes recherches, qu'il me soit permis de remercier tous ceux qui ont bien voulu s'y intéresser : M. G. Bonnier, qui m'a indiqué l'idée fondamentale de ce travail et m'a aimablement accueilli à son laboratoire. M. Dufour, et M. J. Friedel, dont les avis ne m'ont jamais fait défaut.

La question peut se subdiviser en trois parties :

I. Morphologie externe.

II. Anatomie des racines primaires.

III. Anatomie des racines secondaires.

I

On rencontre souvent, au bord des eaux, soit des eaux courantes (depuis les plus larges fleuves jusqu'aux rus les plus insignifiants), soit des eaux stagnantes (marais et étangs), une grande abondance d'arbres ou d'arbustes. Presque toutes les essences communes s'y remarquent : les unes ne s'y trouvent qu'à l'état exceptionnel; les autres, au contraire, s'y complaisent. Lorsque les arbres sont rapprochés des bords de l'eau, que les berges sont assez abruptes pour que les profondeurs soient rapidement suffisantes, que l'eau est assez aérée, et enfin que l'essence de l'arbre n'est pas réfractaire à l'existence dans le milieu aquatique, certaines racines peuvent vite percer la couche de terre qui les recouvre superficiellement et plonger dans l'eau. Elles subissent alors une exagération de croissance qui aboutit à des formes variables suivant les espèces, soit que les diverses racines s'épaississent et deviennent plus charnues, soit qu'au contraire elles augmentent de nombre tout en restant ténues, formant ainsi de véritables tapis, fouillis de structure inextricable. Ces racines qui, par suite d'un hasard de station, sont ainsi passées du milieu terrestre au milieu aquatique, nous pouvons les appeler des racines aquatiques normales

---

(1) Recherches sur l'influence qu'exerce le milieu sur la structure des racines (*Ann. des sc. nat.*, 7e série, t. I).

Comme je le signalais plus haut, le développement de ces racines dans l'eau est soumis à certaines conditions. Tout d'abord, il est nécessaire que les arbres soient rapprochés du bord de l'eau. Il ne faut cependant pas oublier que les racines font souvent sous terre des trajets fort appréciables. Ceci est souvent une difficulté pour la récolte : parfois, ce n'est pas à l'arbre le plus proche qu'appartient un groupe de racines, mais à un sujet sensiblement plus éloigné.

La deuxième condition est que la pente des berges soit assez brusque. A ce point de vue, les rivières un peu importantes sont préférables aux étangs et aux ruisselets. C'est ainsi que la Seine, à Fontainebleau, offre une des meilleures stations pour les racines aquatiques (Bois Gautier). Au contraire, certains rus des environs de Paris (la Bièvre par exemple) ou certains étangs (tous ceux de la banlieue ouest de Paris), bien que réunissant pour toutes les autres conditions des circonstances favorables, ne présentent guère de racines aquatiques, sans doute par suite du défaut de pente qu'ont les berges.

Il faut enfin de l'eau aérée, et cela est démontré nettement par ce fait que les racines aquatiques sont surtout abondantes dans les eaux courantes et se rencontrent au contraire bien plus rarement dans les eaux stagnantes.

Une dernière condition nécessaire est que l'espèce puisse s'accommoder au milieu aquatique. C'est ainsi que, de tous les arbres qui, sur une berge abrupte, bordent une eau courante et aérée, certains seulement développent des racines aquatiques. Ceux-là d'ailleurs en ont alors une abondance caractéristique. Ce sont surtout des arbres qui, en tout temps, préfèrent les stations humides : Peupliers (*sp. v.*), Saules (*sp. v.*), Aulnes, Érables; parmi les arbustes, les *Sambucus* et genres voisins. Ces genres peuvent alors former de véritables tapis de racines le long des rives, et parviennent même (est-ce par sécrétion d'une diastase spéciale, est-ce par simple action mécanique ?) à se frayer un chemin vers l'humidité, à travers le ciment qui recouvre les parois de certains cours d'eau artificiels (prise d'eau du Vésinet, S.-et-O.).

Il y a au contraire certains genres qui, bien que végétant sur le bord des eaux, ne présentent jamais (ou pour ainsi dire jamais) de racines aquatiques. Je n'en ai jamais rencontré un seul exemplaire chez le Chêne. L'Épicea (*Picea excelsa*), bien que végétant assez souvent sur les berges, ne m'en a fourni qu'un seul échantillon. Il semble donc que les racines des arbres soient soumises à un hydrotropisme, soit positif, soit négatif, suivant l'essence considérée.

A côté de ces racines aquatiques normales, il y en a d'autres, moins fréquentes il est vrai; ce sont les racines aquatiques adventives. Lorsque, accidentellement, un arbre, situé au bord de l'eau, recourbe certaines de ses branches jusqu'à les faire plonger, des racines adventives peuvent se développer sur la partie immergée. Un des cas les plus typiques de ce genre m'a été fourni par un *Salix alba* de l'étang de Saint-Cucufa (Garches, S.-et-O.). Les branches primitivement submergées, ayant été ensuite exondées par baisse du niveau de l'eau, se présentent recouvertes d'un chevelu inextricable, d'une véritable mousse de racines. Un autre cas bien plus fréquent nous est fourni par la Ronce (*sp. v.*). La Ronce se reproduit toujours par rejets, par marcottages naturels. Lorsque l'extrémité d'une tige atteint, au lieu du sol, la surface de l'eau, elle y pénètre légèrement et y développe des racines grêles et allongées formant une sorte de panache qui s'étale au gré du courant. On peut ainsi en arrachant le plant, se procurer un sujet terminé aux deux bouts par deux bouquets de racines. Ceci est précieux pour les comparaisons à faire entre les structures des racines terrestres et aquatiques.

Les racines aquatiques, qu'elles soient normales ou adventives, présentent, au point de vue de la morphologie externe, des caractères identiques dans les lignes principales.

Un premier résultat, et des plus importants, est la rapidité intensive de la croissance sous l'influence de l'eau, croissance ayant surtout lieu en longueur, tandis que l'épaississement par jeu d'une assise génératrice est au contraire retardé. Par suite, ce qu'on rencontre principalement dans les eaux, ce sont des racines primaires. Ceci ne veut point dire qu'il n'y ait pas de racines secondaires ; mais elles sont beaucoup plus rares. Les racines aquatiques sont d'ailleurs plus exposées que les racines souterraines, puisqu'un simple mouvement du niveau des eaux, une saison pluvieuse suivie d'une saison sèche, peut suffire à les exonder et à les exposer à l'air libre, ce qui amène rapidement leur mort. Ceci nous explique la durée éphémère de ces racines, et la rareté relative des cas où l'on en rencontre qui soient âgées de plus d'un an.

Au point de vue morphologique, nous pouvons distinguer trois formes principales affectées par les racines aquatiques :

1° Les racines du premier groupe sont assez rares. Elles ne se ramifient jamais; ce sont surtout des racines adventives. Chez les diverses espèces de ronces, par exemple, de l'extrémité terminale de la tige, on voit partir un bouquet de filaments blancs minces (un ou deux millimètres de diamètre), à peu près également calibrés sur toute leur longueur, nés chacun séparément aux dépens d'un bourgeon. Ces racines peuvent atteindre une longueur assez appréciable sans se ramifier une seule fois. J'en ai vu mesurer jusqu'à 26 et 30 centimètres de long. Elles sont fort souples, ce qui leur permet de flotter au fil de l'eau, en formant des sortes de panaches blanchâtres. En effet, elles ne présentent guère, comme nous le montrera l'étude anatomique, qu'une structure primaire, et tout au plus, dans la partie supérieure, un début de structure secondaire, l'assise génératrice libéro-ligneuse ayant fonctionné, et donné dans le cylindre central des formations secondaires, tandis que l'assise subéro-phellodermique est restée inerte. L'écorce secondaire existe donc intacte, et l'on a simplement une transition entre les structures primaire et secondaire.

2° Les racines du second groupe se ramifient. Une grosse racine brunâtre sort de terre et plonge dans l'eau. Là, elle se subdivise en un certain nombre de ramifications dont chacune se termine par un bouquet de racines primaires. Sur le trajet des diverses racines secondaires peuvent d'ailleurs naître des racines primaires. C'est là le type le plus commun des racines aquatiques, celui que l'on a appelé, par une comparaison plus ou moins heureuse due à l'épanouissement de l'arborisation terminale dans l'eau, la « queue de renard ». Ce type est très répandu dans les cours d'eau, et se rencontre aussi dans les canaux et dans les tubes de drainage qui parfois en sont obstrués. Les racines peuvent, dans ce cas, se comporter de deux façons :

A. — L'accroissement dû à la végétation dans le milieu humide a surtout lieu en épaisseur ; les cellules, surtout celles de l'écorce, se multiplient abondamment, et, en même temps, grossissent sensiblement. On a ainsi des racines plus grosses que de coutume, en quelque sorte charnues, qui ne sont point très nombreuses. C'est le cas, par exemple, de l'Aulne (*Alnus glutinosa*) et de certaines espèces de Saules (*Salix alba*).

B. — Dans d'autres cas, l'accroissement ne porte pas sur la taille des racines, mais bien sur leur nombre. Ces racines restent grêles et minces (plus minces même que les racines terrestres des mêmes arbres). Mais, en revanche, le nombre de radicelles est bien plus abondant, et les diverses racines secondaires se terminent par des bouquets serrés de racines primaires nombreuses, longues, grêles, fragiles et très abondamment ramifiées. C'est le cas, par exemple, des Peupliers (*Populus sp. v.*). Il y a d'ailleurs des transitions entre ce cas et les précédents ; souvent, chez des *Populus nigra* ou des *Salix viminalis*, par exemple, les racines sont en général grêles et abondantes, sauf un petit nombre qui sont charnues, épaisses et rigides, comme dans le cas précédent.

3° Dans les racines du troisième groupe, la ramification aboutit à une masse inextricable, à un véritable fouillis de petites racines primaires minces, longues et intriquées les unes dans les autres. C'est là le troisième mode que nous avons à envisager. L'un des cas les plus caractéristiques est celui de l'Érable sycomore (*Acer platanoïdes*). On a alors des espèces de tapis spongieux, formés d'amas de racines où il est impossible de rencontrer une structure morphologique nette ; on peut assez facilement enlever de larges plaques de ce tapis, tout comme dans les bois humides on enlève de larges plaques de mousse. Bien que formée surtout par des racines primaires, on peut, si l'on y regarde de plus près, trouver dans cette masse quelques racines secondaires ; mais celles-ci restent bien plus ténues, se développent beaucoup moins que dans les cas précédents et ne sont pas beaucoup plus épaisses que des racines primaires.

Si, maintenant, nous considérons, non plus un ensemble de racines, mais une racine prise séparément, nous voyons qu'à première vue elle se présente comme une racine typique. Nous avons un pivot d'une longueur variable (jusqu'à 20 et 25 centimètres) se terminant à l'extrémité par une coiffe. Ce pivot se ramifie, comme nous l'avons vu plus haut (sauf chez le *Rubus*). Lorsqu'il y a des ramifications, l'homogénéité du milieu, qui permet un égal développement en tous sens et supporte en quelque sorte les radicelles, aboutit à une structure type montrant nettement la répartition des radicelles qui ne rencontrent, dans aucun sens, aucun obstacle à leur développement. On voit alors que chez le Saule, dans la partie supérieure, les radicelles sont disposées suivant quatre rangs, et elles ne le sont plus que sur trois dans la partie inférieure. Chez l'Aulne, les radicelles de premier ordre, qui portent elles-mêmes des radicelles d'ordre plus élevé, sont disposées tout le long du pivot sur quatre rangs. Chez le Peuplier, les radicelles, bien que paraissant être rangées sur deux files, le sont en réalité sur quatre, très rapprochées deux à deux.

Ces racines présentent des colorations nettes. Tout d'abord, elles renferment de la chlorophylle, et cela se comprend, puisqu'elles sont dans une zone où les radiations lumineuses pénètrent facilement, n'étant qu'à quelques décimètres au-dessous de la surface de l'eau. Mais le plus souvent, un autre pigment peut se superposer à la chlorophylle. Dans les racines secondaires, le liège, qui forme l'assise la plus externe, donne à la racine une apparence brunâtre. Mais, sur les coupes, la section se présente avec une teinte vert tendre assez prononcée et ne laissant aucun doute sur l'existence de la chlorophylle en ce point (ceci se vérifie, d'ailleurs, à l'examen microscopique des coupes minces non vidées). Pour les racines primaires, elles présentent rarement un aspect vert bien net. Certaines sont très blanches (certains *Salix : alba*, *tetrandra*). D'autres sont jaunâtres, tirant sur le blanc sale (certains *Sambucus*). Puis la coloration se fonce de plus en plus, en allant sur un jaune tirant sur le rouge. C'est ainsi que les racines des *Populus* sont jaune pâle ; chez le *Salix viminalis*, elles sont jaunes, presque rouges, et même parfois uniquement rouges ; enfin, chez l'Aulne, où les pigments rouges prédominent, la teinte des racines passe nettement au rouge tirant sur le brun.

A l'extrémité de ces racines primaires, nous trouvons une coiffe, coiffe nette, assez développée et de couleur en général plus foncée que le reste de la racine. C'est ainsi que chez l'Aulne, la coiffe est nettement brunâtre, chez le Saule, elle est rouge foncé et jaune chez le Peuplier. Ce développement de la coiffe dans les racines aquatiques, développement assez prononcé, puisque certaines coiffes atteignent jusqu'à 4 millimètres de longueur, n'a rien qui doive nous surprendre, puisque nous constatons, dans les plantes normalement aquatiques, un égal développement de cette partie. Au-dessus de la coiffe, nous trouvons, dans les racines terrestres, une assise pilifère à poils bien développés. Chez les racines aquatiques, dans aucun des cas que j'ai pu examiner, je n'ai constaté, macroscopiquement, de régions pilifères. Les poils, même lorsqu'ils sont développés, ce qui n'arrive — nous le verrons dans l'étude anatomique — que dans un cas, ne peuvent se reconnaître à l'œil nu. Nous pouvons donc dire qu'il n'y a pas de poils absorbants dans les racines aquatiques des arbres.

Au point de vue externe, il est un arbre dont les racines ont une apparence bien caractéristique. C'est le *Picea excelsa*. Cet arbre ne m'a donné qu'une fois des racines aquatiques. Ces racines se présentent sous forme de petits cylindres brunâtres, de 10 à 15 centimètres de long, terminés par des appendices en massues de 2 à 5 centimètres, d'un blanc éclatant. Ce sont ces extrémités qui représentent les racines primaires. Elles n'ont point de poils absorbants et la coiffe y est peu distincte. L'écorce tombe assez vite et il ne reste bientôt que le cylindre central où les formations secondaires apparaissent et qui forme alors la tige brunâtre dont j'ai parlé plus haut. Ces racines ne se ramifient pas et il est difficile d'en trouver d'âgées qui permettent de reconnaître une structure secondaire avancée.

Il y a enfin un dernier point qui rentre dans la morphologie externe. Un grand nombre des arbres qui m'ont donné des racines aquatiques présentent normalement dans leurs racines terrestres des renflements, des tumeurs causées par des mycorhizes. C'est le cas du Peuplier et surtout de l'Aulne où ces « bulbilles » sont très abondantes, et se présentent en amas serrés. Les bulbilles, chez l'Aulne, ne sont que des racines primaires polystéliques (probablement par concrescence de plusieurs racines) où une mycorhize endotrophique du genre *Frankia* selon Brunchorst, a causé une hypertrophie de certaines cellules dans lesquelles viennent s'ouvrir ces sporanges. Jamais je n'ai constaté la présence de pareilles tumeurs ou de mycorhizes quelconques dans les racines aquatiques ; c'est là d'ailleurs une question que seule la méthode expérimentale peut élucider définitivement.

Ainsi donc, les résultats principaux qui se dégagent de cette étude morphologique sont les suivants :

1° La rapidité et l'exagération de la croissance, d'où résultent l'abondance et l'accumulation des radicelles;

2° La coloration due à la chlorophylle et à des pigments superposés ;

3° La disparition des poils radicaux ;

4° Le grand développement de la coiffe ;

5° L'absence de tumeurs causées par des mycorhizes

II

Après avoir vu quels sont les caractères de la morphologie externe de la racine, passons à son anatomie. Nous devrions ne faire entrer dans cette deuxième partie que l'étude des seules racines primaires. Nous nous y occuperons cependant aussi des racines où l'assise génératrice libéro-ligneuse a commencé à jouer, l'assise subéro-phellodermique étant encore inactive. Ces racines ont alors une écorce primaire intacte à côté d'un cylindre central déjà secondaire, écorce primaire qui est naturellement plus âgée que dans les jeunes racines et, par conséquent, plus adaptée aux conditions du milieu.

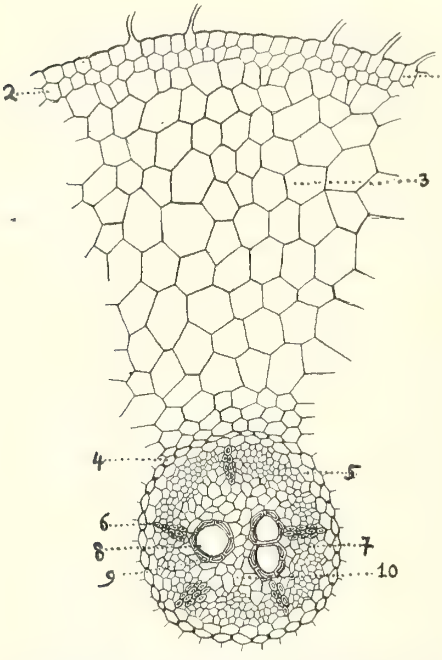


Fig. 1. — *Acer platanoïdes*, racine primaire terrestre: 1, assise pilifère avec poils absorbants; 2, assise subéreuse ; 3, écorce ; 4, endoderme ; 5, péricycle; 6, faisceaux du bois ; 7, faisceaux du liber; 8, canal sécréteur; 9, fibres autour du canal; 10, moelle non lignifiée.

Une première remarque, lorsqu'on examine les coupes transversales faites dans des racines terrestres et aquatiques, à égale distance de la coiffe, c'est-à-dire dans des régions à peu près du même âge, c'est la différence de diamètre. Comme d'ailleurs l'examen macroscopique pouvait nous le faire prévoir, les racines aquatiques ont une section supérieure à celle des racines terrestres. A quoi est donc due cette augmentation de diamètre? Est-ce le cylindre central, est-ce l'écorce, qui s'accroît dans la racine aquatique? Une simple série de mesures nous permettra de voir que c'est l'écorce.

Dans le tableau suivant, nous avons pris dans chaque cas la moyenne de dix mesures faites sur dix préparations différentes se correspondant et faites autant que possible sur des échantillons recueillis dans des situations diverses.

ESPÈCES.	RACINES AQUATIQUES.			RACINES TERRESTRES.		
	Cylindre central.	Écorce.	Rapport.	Cylindre central.	Écorce.	Rapport.
Alnus glutinosa......	26	35	$\frac{468}{630}$	21	18	$\frac{735}{630}$
Populus nigra.......	20	42	$\frac{360}{756}$	21	18	$\frac{882}{756}$
Rubus fruticosus.....	32	40	$\frac{112}{140}$	31	35	$\frac{124}{140}$
Salix fragilis.........	28	30	$\frac{588}{630}$	25	21	$\frac{750}{630}$
Sambucus nigra	25	32	$\frac{750}{960}$	30	30	$\frac{960}{960}$
Acer platanoïdes.....	34	40	$\frac{1\,668}{2\,180}$	31	52	$\frac{1\,240}{2\,180}$

Ce tableau nous montre bien qu'en général l'accroissement de diamètre est dû à un accroissement de l'écorce qui passe, par exemple, chez l'Aulne, de 18 dans la racine terrestre à 35 dans la racine aquatique, alors que le cylindre central passe de 21 à 26. Certes, toutes les mesures ne sont pas démonstratives; c'est ainsi que, chez l'*Acer platanoïdes*, j'ai toujours obtenu le contraire, l'écorce se réduisant dans la racine aquatique. Il est d'ailleurs arrivé la même chose dans les mesures que M. Costantin donne du rapport du cylindre central à l'écorce dans les plantes herbacées.

Cet accroissement de l'épaisseur de l'écorce pourrait se produire de deux façons différentes, soit par croissance de la taille de chaque cellule, soit par multiplication des cellules (si nous avions affaire à un cas tératologique, nous pourrions dire soit par hypertrophie, soit par hyperplasie). Dans le cas qui nous occupe, c'est nettement par multiplication des cellules. Ainsi, chez l'Aulne, j'ai pu compter, entre l'assise pilifère et le péricycle, 13 rangées de cellules dans la racine aquatique, contre 8 dans la racine terrestre; 12 contre 9, chez le *Rubus fruticosus*; 10 contre 16, chez le *Populus nigra*. Au contraire, la taille des cellules est plutôt moindre dans les racines aquatiques que dans les racines terrestres.

Ainsi donc, et c'est là un premier point important, le séjour aquatique augmente la multiplication cellulaire, sans doute en facilitant l'absorption de l'aliment dissous, ce qui aboutit à une augmentation de l'épaisseur de l'écorce. Le cylindre central, au contraire, s'est sensiblement réduit. Ceci n'a rien que de très naturel ; le cylindre central est en effet essentiellement formé d'éléments conducteurs où la place prépondérante est tenue par le bois, système conducteur de la sève brute. Or, on conçoit aisément que la plante, étant plongée au sein même d'un milieu nutritif liquide, l'absorption et la circulation de l'aliment en deviennent beaucoup plus faciles. Tout le reste de l'anatomie des racines aquatiques va nous confirmer l'exactitude de cette constatation.

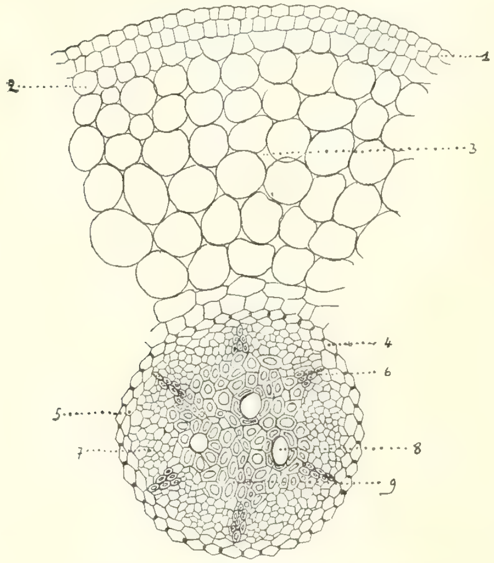


Fig. 2. — *Acer platanoides*, racine primaire aquatique : 1, assise pilifère sans poils ; 2, écorce ; 3, méats ; 4, endoderme : 5, péricycle ; 6, faisceaux ligneux ; 7, faisceaux libériens ; 8, canal sécréteur ; 9, moelle lignifiée.

Étudions maintenant la structure anatomique des diverses parties de la racine : écorce et cylindre central.

Étude de l'écorce. — Comme dans toutes les racines, nous pouvons distinguer dans l'écorce des racines d'arbres deux parties :

1° Une assise pilifère limitant tout autour la racine et portant de nombreux poils absorbants ;

2° Une écorce proprement dite, où nous pouvons distinguer une écorce externe à cellules irrégulièrement disposées, et une écorce interne à cellules disposées régulièrement et radialement.

La première assise externe de l'écorce se subérifie après la chute des poils radicaux et forme l'assise subéreuse ; la dernière assise interne présente des épaississements lignifiés caractéristiques et forme l'endoderme.

Étudions ces diverses parties dans les racines aquatiques.

1° *Assise pilifère.* — Chez tous les arbres terrestres que j'ai eu l'occasion d'étudier, l'assise pilifère est nettement développée. Certaines cellules de cette assise externe présentent des poils nets et de longueur variable suivant les espèces. Au contraire, chez les racines aquatiques, il y a en général absence totale de poils radicaux. Non seulement dans la région pilifère on ne peut distinguer à l'œil nu aucune trace de poils radicaux, mais encore les coupes minces montrent une assise externe ne présentant aucune expansion. C'est le cas, par exemple, de l'Aulne, de divers Peupliers (*Populus nigra*, *P. tremula*), de divers Saules (*Salix alba*, *S. viminalis*, *S. fragilis*). Ce fait s'explique, comme précédemment, par la facilité de l'absorption. Il y a cependant une exception dans les racines aquatiques du *Tilia Platiphyllos*, qui présente sur les coupes quelques poils radicaux invisibles à l'œil nu, assez petits et assez grêles. C'est là le seul cas que j'aie constaté sur tous les arbres que j'ai examinés.

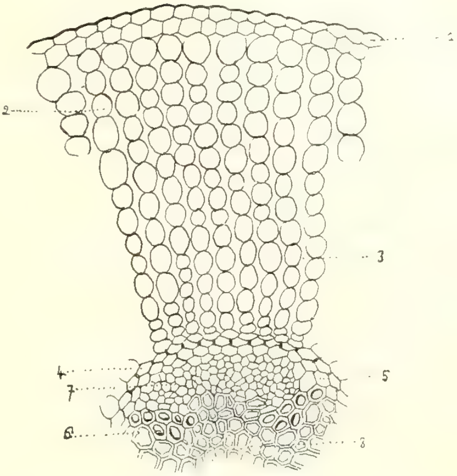


Fig. 3. — *Rubus fruticosus,* racine primaire aquatique : 1, assise pilifère sans poils ; 2, écorce ; 3, lacune ; 4, endoderme ; 5, péricycle ; 6, faisceaux du bois ; 7, faisceaux du liber ; 8, moelle lignifiée.

Sous l'assise pilifère vient l'assise subéreuse. Celle-ci, nette dans les racines terrestres, semble, sauf chez le *Tilia Platiphyllos*, manquer toujours dans les racines aquatiques.

En effet, sous l'assise la plus externe, l'écorce débute tout de suite par une rangée de cellules qui ne sont point subérifiées et n'ont pas la régularité qu'elles présentent dans les racines terrestres. Il n'y a pas d'assise subéreuse. C'est, en effet, l'assise protectrice de la racine, la première assise ayant un rôle absorbant. Cette spécialisation disparaissant chez les racines aquatiques, dès lors l'assise externe peut jouer un rôle protecteur et l'assise subéreuse n'a plus de raison d'être.

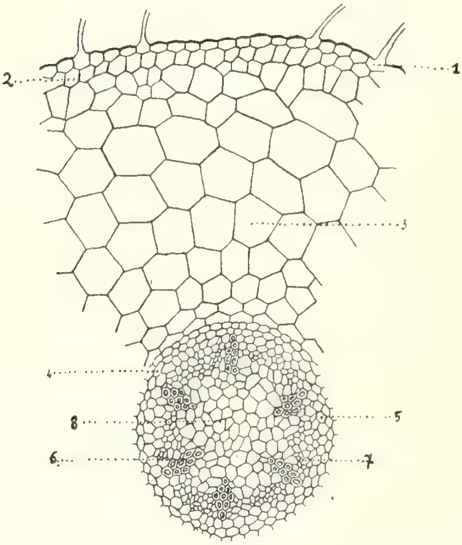


Fig. 4. — *Alnus glutinosa*, racine primaire terrestre : 1, assise pilifère avec poils absorbants ; 2, assise subéreuse ; 3, écorce ; 4, endoderme ; 5, péricycle ; 6, faisceaux ligneux ; 7, faisceaux libériens ; 8, moelle non lignifiée.

Ici, une question se pose. Cette assise externe protectrice est-elle l'assise pilifère ou l'assise subéreuse ? Vient-elle des initiales de la coiffe ou de celles de l'écorce ? La coiffe étant fort nette dans les racines aquatiques (même plus développée que dans les racines terrestres), les coupes longitudinales ne montrant pas d'exfoliation, j'en conclus qu'autant qu'il est possible de l'affirmer, c'est l'assise pilifère qui forme la couche la plus externe de l'écorce ; mais elle a perdu son rôle absorbant et a pris un rôle protecteur. Dès lors, cette assise ne s'exfolie pas, et, d'autre part, il n'y a plus de raison pour que la couche la plus externe de l'écorce se différencie en assise subéreuse.

L'écorce, dans les racines aquatiques, ne présente pas de distinction en écorce interne et écorce externe. En général, toutes les cellules sont régulièrement rangées comme dans l'écorce interne des racines terrestres. Même, le milieu où ces racines sont plongées étant absolument homogène, les forces, soit physiques, soit chimiques, auxquelles ces racines sont soumises, sont les mêmes, comme nature et intensité, dans toutes les directions. Il en résulte une structure symétrique et radiée, bien plus nette que dans les racines terrestres. Un des cas les plus typiques à ce point de vue est celui de la ronce (*Rubus fruticosus*), où les cellules sont régulièrement disposées suivant des rayons, leur taille décroissant de la périphérie au centre.

Mais cette écorce n'est, en général, pas compacte, comme dans les racines terrestres. Quoique ces racines ne soient aquatiques que par suite de phénomènes exceptionnels, il se forme, comme dans les racines normalement aquatiques, des lacunes dans l'épaisseur de l'écorce. A ce point de vue, nous pouvons considérer différents cas :

1° Il n'y a point de lacune. C'est ce qui arrive dans certains arbres (*Picea excelsa*, *Sambucus nigra*) où l'écorce est aussi dense que si la racine s'était développée dans son milieu normal. Il semble que ce manque de lacune se rencontre chez les arbres qui ne présentent de racines aquatiques que très exceptionnellement. Ce serait donc peut-être une adaptation moins nécessaire à la vie aquatique et pour laquelle une certaine prédisposition serait indispensable.

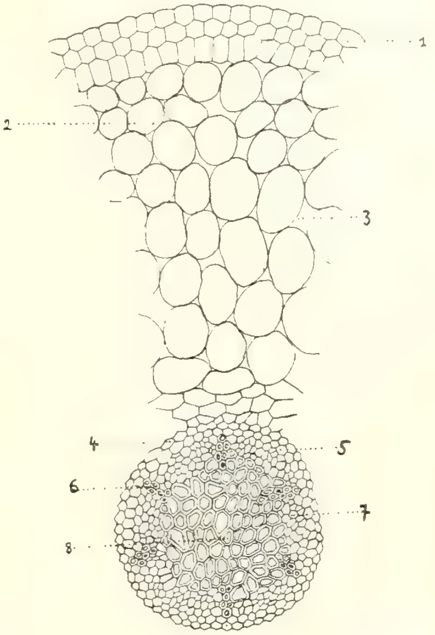


Fig. 5. — *Alnus glutinosa*, racine primaire aquatique : 1, assise pilifère sans poils : 2, écorce ; 3, lacune ; 4, endoderme ; 5, péricycle ; 6, faisceaux ligneux ; 7, faisceaux libériens ; 8, moelle lignifiée.

2° Il y a des lacunes nettement délimitées et rappelant de très près les lacunes des plantes normalement aquatiques. C'est le cas de la ronce. Comme nous le signalions plus haut, les cellules de la ronce sont disposées en rangées convergentes vers le centre, comme les rayons d'une roue. Chacune de ces rangées est alors séparée de la voisine par une véritable lacune, à vrai dire moins large que l'épaisseur d'une cellule, mais qui cependant est nettement une lacune et non un méat. C'est là une structure type que l'on rencontre exagérée dans beaucoup de plantes normalement aquatiques (*Ranunculus aquatilis*, p. ex.).

3° Il n'y a point à proprement parler de lacunes, au moins dans la racine jeune présentant la véritable structure primaire. Nous trouvons seulement des méats intercellulaires plus nombreux et plus développés que dans les racines terrestres ; mais il n'y a point de lacunes proprement dites, ces méats restant toujours assez réduits et n'intéressant que trois ou quatre cellules voisines. C'est là le cas de la plupart des arbres présentant des racines aquatiques (Aulne, Peuplier, Érable, Saule) ; toutefois, si nous nous adressons à des parties plus âgées, racines qui ont encore une écorce intacte, mais où déjà les formations secondaires apparaissent dans le cylindre central, nous constatons qu'il commence à se former, dans ces organes, de véritables lacunes constituées par l'écartement de deux rangées de cellules jusque-là contiguës, qui se séparent en laissant entre elles un espace vide. Ces lacunes sont d'ailleurs bien moins nombreuses que dans le premier cas ; elles sont particulièrement nettes dans l'Aulne et le Peuplier.

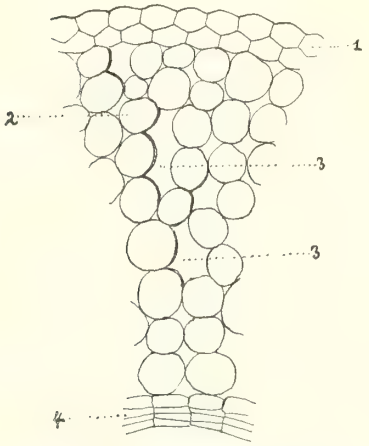


Fig. 6. — *Alnus glutinosa,* écorce d'une racine aquatique primaire où les formations secondaires libéro-ligneuses ont commencé à se former: 1, assise subéreuse; 2, écorce; 3, lacune; 4, liège.

La dernière assise de l'écorce est l'endoderme. Cet endoderme présente en général des épaississements lignifiés sur la paroi des cellules. Les racines terrestres des arbres n'en ont pas toujours, et, à ce point de vue, il n'y a pas de différence avec les racines aquatiques. Lorsque (chez l'*Acer*, p. ex.) il y a un endoderme lignifié dans la racine terrestre, il y en a un dans la racine aquatique et *vice versa.*

Étude du cylindre central. — Comme nous l'avons vu plus haut, le cylindre central est sensiblement restreint par rapport à l'écorce. La première assise, le péricycle, ne présente rien de bien particulier. Cependant, dans certaines espèces, le péricycle n'est pas simple, mais présente plusieurs rangées de cellules dans la racine aquatique, alors que la racine terrestre a un péricycle ordinaire.

Le nombre des faisceaux libériens et ligneux ne semble pas être influencé de façon sensible par l'existence aquatique. D'ailleurs ce nombre a une importance assez restreinte, car nous savons que, même dans les racines terrestres, le nombre des faisceaux varie suivant la hauteur où l'on fait la coupe et suivant l'ordre de la racine qu'on coupe. Je n'ai pu constater ni réduction ni augmentation du nombre des faisceaux de la racine.

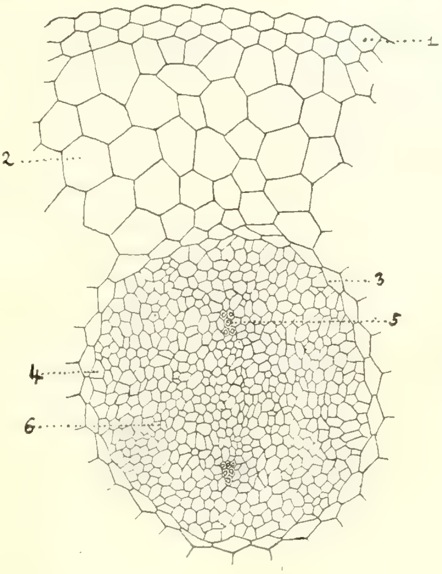


Fig. 7. — *Picea excelsa*, racine primaire aquatique : 1, assise pilifère ; 2, écorce ; 3, endoderme ; 4, péricycle ; 5, faisceaux du bois ; 6, faisceaux du liber.

Au point de vue du liber, il n'y a, non plus, aucune différence. Ceci se conçoit aisément ; le liber étant la voie de la sève élaborée, son rôle et son importance doivent être toujours identiques et n'ont pu être influencés par le milieu liquide.

Il n'en est point ainsi pour les vaisseaux du bois. L'absorption étant facilitée par la présence d'un milieu nutritif liquide et n'étant pas limitée à une région réduite de la racine, mais s'accomplissant par toute la surface immergée, il y a réduction des tissus conducteurs comme le montre le tableau suivant :

ESPÈCES.	RACINES AQUATIQUES.			RACINES TERRESTRES.		
	Nombre de faisceaux.	Nombre de vaisseaux.	Moyenne pour un faisceau.	Nombre de faisceaux.	Nombre de vaisseaux.	Moyenne pour un faisceau.
Acer platanoïdes.....	6	38	6 +	5	46	9
Alnus glutinosa	6	34	6 —	6	41	7 —
Populus nigra.......	7	37	5 +	6	35	6 —
Rubus fruticosus.....	3	20	7 —	5	33	7 —
Picea excelsa........	2	9	4 +	2	71	35

Par ce tableau, nous voyons la diminution du nombre des vaisseaux ligneux dans la racine aquatique; le dernier cas (*Picea excelsa*) est particulièrement net. Dans la racine aquatique, on a deux pôles ligneux réduits chacun à quelques vaisseaux (3 ou 4). Entre ces deux pôles s'étendent des files de cellules indifférentes, et le liber forme deux arcs réunissant ces deux faisceaux ligneux. Dans la racine terrestre, au contraire, les deux pôles se sont développés jusqu'à se confondre, et forment au centre de la coupe un fuseau ligneux, le liber étant rejeté plus à l'extérieur.

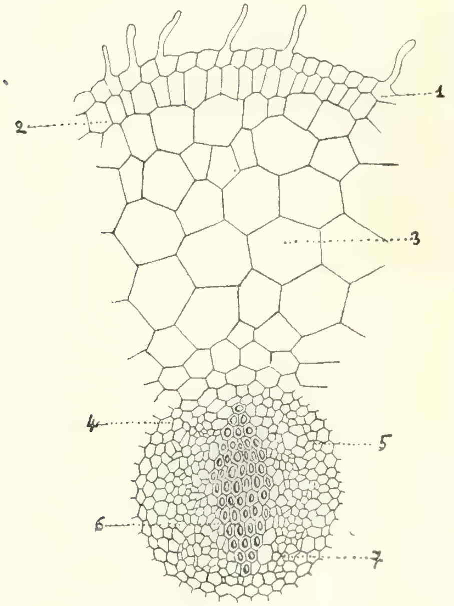


Fig. 8. — *Picea excelsa*, racine primaire terrestre : 1, assise pilifère avec poils; 2, assise subéreuse; 3, écorce; 4, endoderme; 5, péricycle; 6, faisceaux du bois; 7, faisceaux du liber.

Il nous reste maintenant à considérer la moelle et les rayons médullaires. A ce propos, certaines racines ne présentent rien qui soit digne d'être signalé; mais, dans la plupart des cas, les racines aquatiques offrent une lignification intense de la moelle et des rayons médullaires primaires. Alors que dans la racine terrestre de l'Aulne, du Peuplier ou de l'Érable, la moelle est formée de cellules ordinaires, dans la racine aquatique, les cellules se sont toutes lignifiées au point qu'il est parfois difficile de distinguer les vaisseaux ligneux des cellules de la moelle ou des rayons médullaires. Un bon exemple nous est fourni par l'*Acer platanoïdes*. Dans cet arbre, la moelle des racines terrestres et aquatiques présente des canaux sécréteurs, mais alors que, dans la racine terrestre seule, les cellules entourant ces canaux sont lignifiées, dans la racine aquatique toutes les cellules de la moelle sont ligneuses.

En résumé, au point de vue de la structure primaire, les racines aquatiques sont caractérisées par :

1° L'accroissement de l'épaisseur de l'écorce par rapport au cylindre central ;

2° La disparition de l'assise pilifère ;

3° Le développement ou l'apparition de lacunes à l'intérieur de l'écorce ;

4° La réduction du nombre des vaisseaux ligneux ;

5° La lignification de la moelle et des rayons médullaires.

III

Les racines aquatiques ne restent pas seulement au stade primaire. Beaucoup, en vieillissant, prennent la structure secondaire. Au point de vue de la structure secondaire, nous pouvons tout d'abord faire une remarque, c'est que les racines aquatiques gardent bien plus longtemps leur liège et leur écorce primaire que les racines terrestres. On a alors, comme je le signalais plus haut, des racines qui présentent une écorce primaire intacte, mais qui ont déjà un cylindre central nettement pourvu d'une structure secondaire. Les exemples les plus typiques nous en sont fournis par l'Aulne et la Ronce.

Au bout d'un certain temps, cependant, les parties externes se flétrissent et se desquament. Nous avons alors une structure secondaire typique. Tout à l'extérieur, une couche de cellules de liège, aplaties et empilées, puis un cercle de liber enfermant un appareil quelconque de soutien, fibres en paquets ou en arcs de cercle; enfin, occupant toute la partie centrale, viennent les couches concentriques et d'âges successifs du bois.

Nous allons passer en revue ces diverses régions.

Le liège ne présente quasi rien de bien caractéristique dans a racine aquatique. Il nous faut cependant signaler l'abondance relative des lenticelles. Je ne l'ai point rencontrée dans toutes les espèces que j'ai examinées. Mais, dans certains arbres, j'ai rencontré, du moins dans les racines un peu âgées, bien plus de lenticelles dans les racines aquatiques que dans les racines terrestres. C'est ainsi que chez le *Sambucus nigra*, j'ai constaté, sur des coupes minces faites dans des racines de deux ans, jusqu'à trois lenticelles sur la même coupe, alors que dans une coupe analogue, faite dans la racine terrestre, je ne constatais aucune lenticelle dans la plupart des cas. L'examen macroscopique donne des résultats identiques. Le *Tilia platiphyllos* fournit des observations analogues. Le fait est assez naturel. Il n'y a guère de raison pour que les racines secondaires plongées dans un milieu liquide et nutritif ne servent pas à l'absorption comme les racines primaires. La disparition de toute région spécialisée dans ces racines primaires pour l'absorption laisse bien supposer que toute la région de la racine plongée dans l'eau a un rôle nourricier. Dès lors, les lenticelles auraient un rôle, non seulement dans les échanges gazeux, mais aussi dans les échanges liquides, et leur multiplication s'expliquerait ainsi.

Pour ce qui est du liber, pas plus dans les racines secondaires que dans les primaires, nous n'avons à signaler de différences causées par la végétation dans l'eau. Mais, en général, nous trouvons dans les racines secondaires un appareil de soutien formé de fibres disposées soit en îlots, soit en arcs de cercle. Nous constatons chez les racines aquatiques une sensible réduction de cet appareil. Tout d'abord les divers arcs de cercle ou îlots se réduisent en nombre dans la racine aquatique. Ainsi, chez les racines d'*Alnus glutinosa*, nous trouvons, dans la racine terrestre âgée de deux ans, un cercle entier de fibres situé à l'extérieur du liber, juste à la limite du phelloderme et du liber. Dans la racine aquatique du même âge, on ne rencontre au contraire qu'un cercle de fibres dissociées en arcs plus ou moins nombreux (de 3 à 5) mais séparés par des cellules à parois cellulosiques.

Il n'y a donc plus ici de continuité dans le système fibreux. Parfois même la dissociation va plus loin, et l'on n'a plus d'arcs de cercle bien individualisés, mais seulement des cellules séparées, assez nombreuses, il est vrai, mais qui ne se touchent plus.

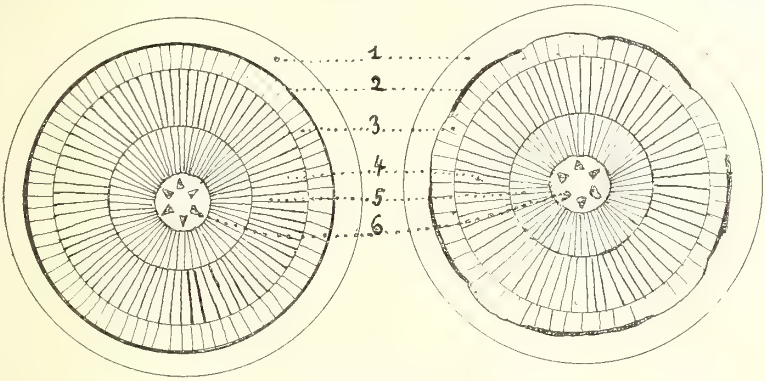


Fig. 9. — *Alnus glutinosa*, racine secondaire terrestre (A^1) et aquatique (A^2) schémat. : 1, écorce ; 2, fibres ; 3, liber ; 4, bois secondaire de deuxième année ; 5, bois secondaire de première année ; 6, bois primaire.

De plus, dans la racine terrestre, les fibres se trouvent placées sur plusieurs épaisseurs, alors que, dans la racine aquatique, il n'y a jamais qu'une seule couche de fibres.

Dans le *Salix viminalis*, les fibres ne sont pas disposées en cercle continu, mais en petits paquets, en minces rangées de cercles concentriques. Dans la racine terrestre d'un arc, nous avons alors trois rangs successifs de fibres ; dans la racine aquatique, nous n'en n'avons plus que deux. De plus, les groupes de fibres sont bien moins nombreux, dans une rangée, pour les racines aquatiques que pour les racines terrestres (19 pour la racine aquatique, contre 32 pour la racine terrestre). De même, chez *l'Acer platanoïdes*, les fibres sont isolées, mais avec une tendance à se grouper en arcs de cercle entre les rayons médullaires secondaires. Nous trouvons encore ici une bien plus grande abondance de fibres dans la racine terrestre où l'on peut avoir jusqu'à sept fibres superposées, fibres se groupant parfois en véritables paquets, tandis que la racine aquatique ne présente jamais plus de quatre fibres superposées.

Si nous passons à l'étude du bois, nous allons trouver un certain nombre de différences. Tout d'abord, dans la plupart des arbres que nous étudions, nous constatons, chez les racines terrestres et aquatiques, la présence de rayons médullaires fort nets. Cependant, en général, les rayons médullaires se trouvent mieux développés dans les racines aquatiques que dans les terrestres. C'est ainsi que chez l'Aulne, on a, dans les racines terrestres, des rayons médullaires superposés aux faisceaux ligneux primaires et formés de quelques cellules très allongées dans le sens radial et très minces. Il n'y a pas, en général, plus d'une ou deux rangées de cellules par rayon médullaire. Dans la racine aquatique, ces rayons, quoique encore peu nets, sont cependant plus apparents. Les cellules sont plus larges, et il y en a trois et même quatre rangées par rayon. Ce fait apparaît encore mieux chez le Peuplier : alors que la racine terrestre ne présente pas de rayons médullaires, la racine aquatique en présente de tout à fait nets.

Passons à l'étude du bois proprement dit. Ce bois est naturellement formé par des vaisseaux et par des cellules ligneuses. Si nous faisons des numérations de vaisseaux, nous allons constater, comme le tableau ci-contre le montre, une sensible diminution du nombre des vaisseaux dans la racine aquatique.

ESPÈCES.	NOMBRE DES VAISSEAUX.	
	Racines aquatiques.	Racines terrestres.
Alnus glutinosa	103	190
Acer platanoïdes	224	238
Salix viminalis	72	93
Rubus fruticosus	12	25
Populus nigra	58	65

Ainsi donc, il y a, au point de vue du nombre des vaisseaux, un écart sensible entre les racines terrestres et aquatiques, écart qui, chez certaines espèces (*Alnus glutinosa*, p. ex.), varie presque de 1 à 2 (103 à 190). Dans d'autres espèces, l'écart est beaucoup moindre, mais existe cependant.

Il y a, au point de vue du rapport entre les vaisseaux du bois et les simples cellules ligneuses, d'assez grandes différences.

Ainsi, chez l'Aulne, par exemple, toutes les cellules qui forment le bois, vaisseaux et cellules proprement dites, sont à peu près semblables dans la racine aquatique. Leur taille est sensiblement identique et toutes ont une forme plus ou moins polyédrique. C'est au point qu'il est assez délicat de distinguer les vaisseaux des cellules et qu'on pourrait quasi dire qu'il n'y a que des cellules ou que des vaisseaux. Au contraire, dans la racine terrestre, les vaisseaux ont une section bien supérieure à celle des cellules, et sont arrondis ou ovales, alors que les cellules sont polyédriques. Cette différence entre les racines terrestres et aquatiques réapparaît presque toujours, mais à des degrés plus ou moins marqués. C'est ainsi que chez le *Salix viminalis*, et le *Populus nigra*, les vaisseaux, tout en étant bien plus grands que les cellules, même dans la racine aquatique, y sont cependant d'une taille bien moindre que celle des vaisseaux de la racine terrestre.

Ainsi donc, les principaux points qui caractérisent la structure secondaire des racines vivant dans l'eau sont les suivants :

1° L'abondance relative des lenticelles;
2° La diminution de l'appareil de soutien;
3° La diminution du nombre des vaisseaux ligneux.

IV

Si nous essayons de dégager une vue d'ensemble de cette étude, nous voyons que le milieu aquatique a, sur les racines, une influence très sensible. A tous les points de vue, aussi bien morphologique qu'anatomique, nous constatons des différences entre les racines végétant dans leur milieu souterrain normal et celles qui vivent dans l'eau. Ces différences sont de celles qu'on pouvait prévoir par l'étude des plantes normalement aquatiques. Ainsi la disparition des poils radicaux, la présence de colorations plus ou moins vives, la croissance ou la formation de lacunes, la réduction de l'appareil de soutien et du système conducteur ligneux se présentent dans les racines de plantes aquatiques. Ce sont d'ailleurs les conclusions auxquelles aboutissait M. Costantin, en étudiant surtout des plantes herbacées.

Il est cependant un fait, constaté par M. Costantin et que je n'ai pu trouver dans les espèces que j'ai eu à étudier : c'est le défaut de lignification. M. Costantin a observé, dans certaines espèces, des vaisseaux du bois dont les parois, non imprégnées de lignine, étaient simplement cellulosiques ; je n'ai rien constaté de tel nulle part. Mais cela tient sans doute à ce que le bois joue dans les espèces (arbres et arbustes) auxquelles j'avais restreint mon étude, un rôle prépondérant ; et il n'est pas dès lors très surprenant que la réduction ligneuse soit, dans ces espèces, poussée à son minimum.

En résumé, nous pouvons dire que l'eau agit de deux façons sur les racines :

1° Par ses facteurs physiques. Ici, c'est l'homogénéité et la densité du milieu qui interviennent. Le milieu étant homogène, la croissance est égale et symétrique dans toutes les directions, d'où structure régulière. D'autre part, le milieu porte en quelque sorte les racines qui y flottent, d'où réduction du système de soutien. Pour s'adapter au flottement, les racines s'allègent aussi par formation de lacunes.

2° Par ses facteurs chimiques. L'aliment étant liquide, les systèmes absorbant et conducteur se réduisent naturellement. De plus, l'absorption pouvant se faire par toute la surface immergée, il se forme sur les racines âgées, une grande abondance de lenticelles. Ainsi donc, l'observation directe de la nature nous a mené aux mêmes résultats généraux que l'expérimentation, et nous a permis de constater une adaptation de la racine au milieu aquatique, peut être moins marquée que l'adaptation au milieu aérien, mais qui n'en est pas moins fort appréciable.

REMARQUES
SUR LA
PROJECTION DES GRAINES D'OXALIS

Par V. ROYOLE

Le fruit des Surelles (*Oxalis*) est une capsule qui s'ouvre par cinq fentes alternant avec les cloisons. A l'intérieur des cinq loges se trouvent un certain nombre de graines renfermant un albumen charnu : ces graines sont projetées à maturité.

Ce sont là des faits depuis longtemps connus : déjà Mattheus Sylvaticus dit que lorsqu'on touche les graines à maturité, elles s'envolent des loges qui les contiennent. Nombre d'auteurs (Hildebrandt, Zimmermann, Ballerstœdt...) ont décrit ces phénomènes, et, si tous sont d'accord sur l'explication de la déhiscence du fruit, les opinions divergent lorsqu'il s'agit de la projection des graines, bien que, pour la plupart, la cause en réside dans les propriétés du tégument externe de ces graines.

Récemment, M. Chauvel discute les opinions émises sur ce point et décrit ainsi la « projection violente » des graines :

« D'abord la loge ovarienne s'ouvrira normalement par la contraction des grandes cellules qui limitent la ligne de suture des carpelles, mais cela n'implique aucune projection élastique. Cette projection se fera, non pas au moyen du tégument séminal dans son ensemble, mais des éléments mous de ce tégument. Si on traite par des réactifs appropriés une section de la graine, on constate dans ces éléments la présence d'un mucilage abondant. A notre avis, c'est par sa présence qu'il faut expliquer la projection élastique. A la maturité de la graine, toute cette couche se contracte ; le déchirement commence au point le plus faible, là où était le micropyle, et se continue, comme l'expliquait Ballerstœdt, le long de l'ellipse formée par la graine ;

et cette couche, devenue sèche, membraneuse, s'enroule avec rapidité par l'effet de la contraction du mucilage, quand celle-ci a réussi à briser la résistance. Qu'arrive-t-il alors? Il se produit différentes forces, dont les résultantes se composent dans une direction plus ou moins perpendiculaire à la surface d'insertion, en même temps qu'il se fait une sorte de pression sur la partie la plus proche de l'axe, et la graine est projetée un peu à la façon d'un noyau de cerise que l'on presse entre les doigts.

« Cette projection se fait avec une certaine force hors de la loge, soit que celle-ci soit déjà ouverte, soit qu'elle le devienne sous la poussée même de la graine. »

Malgré des conclusions aussi formelles, j'ai repris ces différents points. Je vais exposer tout d'abord la technique que j'ai utilisée, puis les faits anatomiques que j'ai pu observer ; ensuite je discuterai, au moyen de ces observations, les conclusions des auteurs précédemment cités, et enfin je présenterai l'explication qui me paraît la plus rationnelle de la projection des graines des Surelles (*Oxalis*).

Technique.

Les échantillons ont été fixés par la solution de Bouin étendue de son volume d'eau : on n'a pas ainsi de plasmolyse, et les pièces peuvent se conserver longtemps sans altération. Ces échantillons, après vidage suivant la méthode exposée dans le diplôme d'études de J. Gaumé, ont été inclus dans la paraffine et coupés en séries. Les tænias ont été collés sur lames par l'eau gélatinée et les coupes traitées soit par simple coloration (rouge Congo, brun Bismarck), soit par double coloration (carmin-vert d'iode, éosine-vert de méthyle).

Étude anatomique de la paroi du fruit.

La paroi du fruit, considérée à un stade précédant de peu la déhiscence, présente à l'examen :

1° Un épiderme externe pouvant porter des poils ;

2° Un épiderme interne pouvant également porter des poils ;

3° Entre ces deux épidermes, on remarque :

a) Sur la ligne de suture des carpelles, des petites cellules qui constituent la zone de faible résistance de la paroi ovarienne,

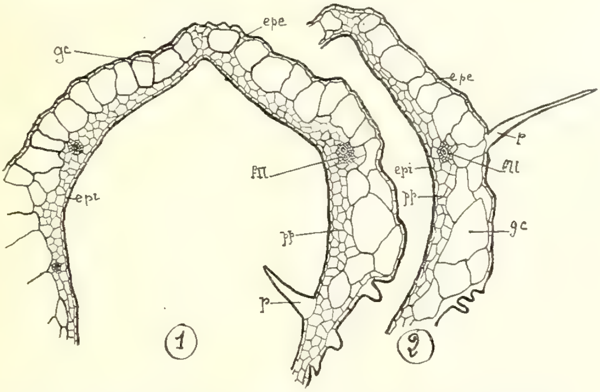


Fig. 1. — Coupe transversale de la paroi du fruit d'*Oxalis Stricta* L. — *epe*, épiderme externe; *epi*, épiderme interne : *gc*, grosses cellules; *pp*, parenchyme; *fll*, faisceau libéro-ligneux ; *p*, poil. — Fig. 2. — Coupe transversale de la paroi du fruit d'*Oxalis Stricta* L.

b) De chaque côté de cette zone et de dehors en dedans, tout d'abord d'énormes cellules à parois minces, à contour irrégulier,

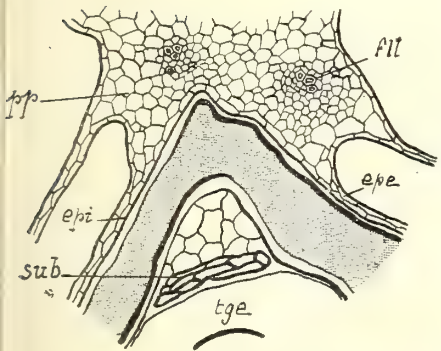


Fig. 3. — Coupe transversale du fruit d'*Oxalis Stricta* L. — Mêmes abréviations que pour la figure 1 ; *mu*, mucilage ; *em*, embryon ; *tge*, tégument externe.

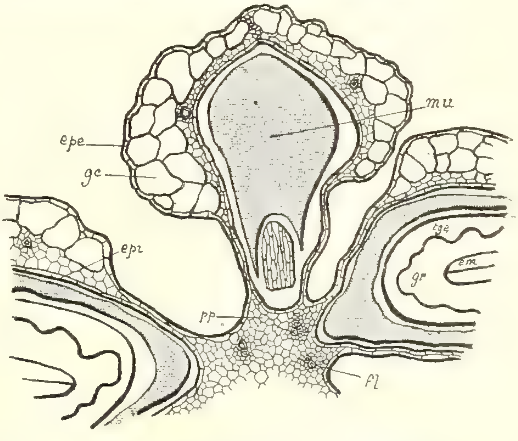


Fig. 4. — Coupe transversale du fruit d'*Oxalis Acetosella* L. — *epe*, épiderme externe; *epi*, épiderme interne; *gc*, grosses cellules; *pp*, parenchyme : *fll*, faisceau libéro-ligneux ; *gr*, graine ; *em*, embryon ; *teg*, tégument externe ; *mu*, mucilage.

isodiamétrales en coupe transversale et étirées, de deux à trois fois plus longues que larges en coupe longitudinale ; puis un parenchyme à éléments plus petits, plus réguliers, et parfois, traversant ce parenchyme, un ou deux faisceaux libéro-ligneux,

c) A partir du point où la paroi du fruit se réfléchit, les grosses cellules disparaissent, le parenchyme devient plus rare, les deux épidermes tendent à s'accoler.

d) Dans la zone d'insertion de la paroi apparaissent de nouveau de grosses cellules parenchymateuses.

Cette description s'applique indistinctement à toutes les espèces d'Oxalis que j'ai pu étudier, savoir : *Oxalis Stricta* L., *O. Corniculata* L., *O. Acetosella* L., *O. Valdiviana* Hort., *O. Rosea* Jacq., *O. Floribunda* Link. var. *rosea et alba*.

Étude anatomique de la graine, ses relations avec le fruit.

Pour la graine, je n'aurai en vue ici que la description du tégument externe, à cause du rôle qu'on lui a fait jouer dans la projection des graines. De dehors en dedans se trouvent :

1° Une cuticule ;

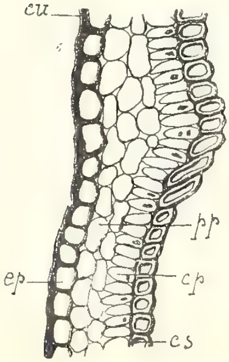


Fig. 5, — Coupe du tégument externe d'*Oxalis Rosea* Jacq. — *Cu*, cuticule ; *ep*, épiderme ; *pp*, parenchyme ; *cp*, cellules en palissade ; *cs*, cellules sclérifiées.

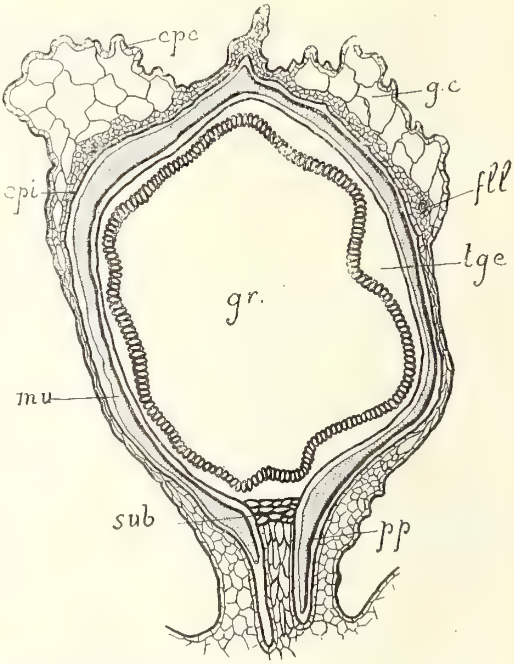


Fig. 6. — Coupe transversale du fruit d'*Oxalis Rosea* Jacq. — Mêmes abréviations que figure 4.

2° Un épiderme formé de cellules isodiamétrales ;

3° Un parenchyme constitué par des cellules polygonales plus ou moins régulières, à parois minces ; la rangée la plus interne de ces cellules parenchymateuses comprend des cellules accolées étroitement les unes contre les autres, formant une sorte de palissade implantée sur la couche sous-jacente. Ces cellules contiennent des cristaux d'oxalate de calcium ;

4° Une assise de cellules à parois épaissies, sclérifiées, apparaissant sur les coupes sous forme de carrés ou de rectangles, suivant que la section les a intéressées transversalement ou longitudinalement.

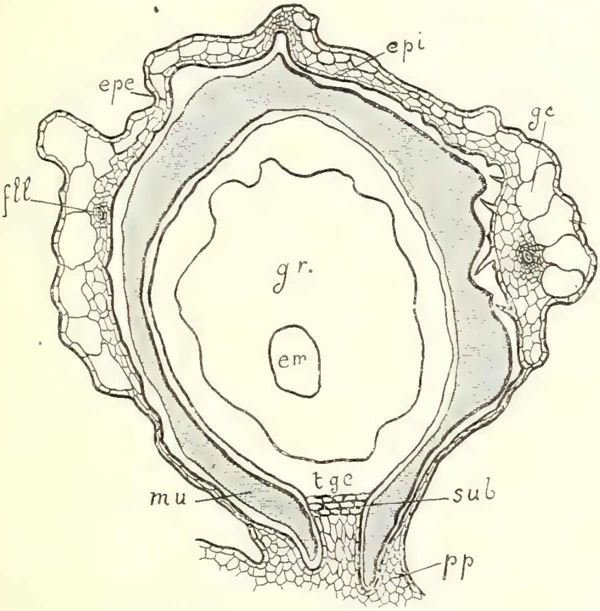


Fig. 7. — Coupe transversale du fruit d'*Oxalis Valdiviana* Hort. — Mêmes abréviations que figure 4.

A la partie proximale de la graine, entre le tégument externe et l'axe du fruit, se différencient plusieurs rangées de cellules subérifiées qui permettront la séparation de la graine et du fruit.

Autour de la graine, comblant l'espace qui la sépare de la paroi carpellaire, comblant l'espace qui sépare les graines les unes des autres, se trouve une masse énorme de mucilage.

Rôle des différents éléments dans la projection de la graine.

Ces points anatomiques étant acquis, il est possible de discuter l'explication qui veut que la cause de la projection de la graine réside dans les propriétés du tégument externe.

Tout d'abord, si l'on admet cette explication, on doit trouver le tégument externe restant dans les coupes de fruit après projection de la graine ; or, sur cinq cents cas examinés environ, je n'ai trouvé ce fait que deux ou trois fois dans *Oxalis Acetosella.*

Si l'on a soin de récolter les graines aussitôt après la projection, on les voit encore entourées de leur tégument externe : celui-ci peut n'avoir pas encore subi de déhiscence, ou, au contraire, être ouvert et retourné sur lui-même.

En tout cas, si la déhiscence de ce tégument provoquait la projection de la graine, il est contraire à toutes les lois de la mécanique que ce même tégument accompagne la graine projetée par lui.

Enfin, puisque le tégument externe des graines de Biophytum a la même structure que celui des graines d'Oxalis, comment se fait-il que la projection de la graine n'ait lieu que chez ces dernières plantes ?

Je considère la déhiscence du tégument externe et la propulsion de la graine comme deux événements indépendants, pouvant se succéder dans le temps : la déhiscence du tégument pouvant avoir lieu avant, pendant ou après la projection de la graine. J'ai pu observer une fois, dans *Oxalis Acetosella*, la déhiscence précéder la projection, puisque la paroi ovarienne n'était pas encore ouverte (et je ne crois pas qu'elle se fût ouverte par suite du choc que lui aurait imprimé la graine soi-disant projetée par son tégument). J'ai déjà signalé que déhiscence et projection pouvaient être simultanées, puisque j'ai trouvé le tégument externe dans le fruit, alors que la graine en était issue. Enfin, dans la majorité des cas, la déhiscence du tégument est postérieure à la projection de la graine, puisqu'on le retrouve accompagnant la graine projetée (*Oxalis Stricta* L., *O. Corniculata* L., *O. Corniculata* L. var. *purpurea*, *O. Acetosella* L., *O. Tropeolides*, *O. Valdiviana* Hort., *O. Rosea* Jacq...).

Ces arguments me semblent infirmer la conception qui explique la projection séminale par déhiscence du tégument de la graine. Quel est alors le mécanisme de propulsion de la graine ?

Je le crois assez complexe et faisant intervenir divers éléments du fruit, en particulier le mucilage que j'ai décrit comblant les vides laissés par les graines dans le fruit. (Ce mucilage n'a pas été vu par M. Chauvel, puisqu'il écrit dans le résumé des caractères anatomiques généraux des Oxalidacées, p. 186 : « *Mucilage*. Peu abondant, il est localisé seulement dans la partie externe, parenchymateuse de la graine. »)

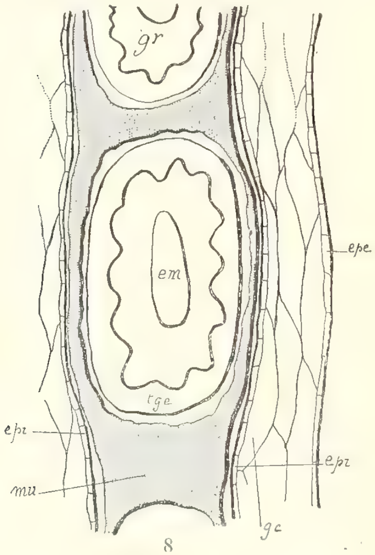
Comment la graine est-elle projetée? Tout d'abord elle se sépare du fruit, grâce à l'assise subérifiée décrite précédemment (que la déhiscence du tégument externe ait eu lieu ou non à ce moment) ; elle se trouve alors comme soigneusement emballée dans le mucilage qui l'entoure ; deux cas sont à considérer : la loge carpellaire est ouverte ou ne l'est pas.

Examinons tout d'abord ce dernier cas ; rien ne se passe jusqu'à la déhiscence du fruit, à moins qu'un choc brusque ne vienne rompre l'équilibre et ne provoque la déchirure longitudinale des loges suivant la ligne de faible résistance. Si le mucilage, par sa turgescence, porte la graine au contact immédiat de la paroi, cette graine s'engage dans l'ouverture que s'offre à elle et force sur les deux valves carpellaires qui s'opposent à son passage. Qu'arrive-t-il une fois son diamètre maximum engagé? La résistance de la paroi se trouve supprimée, la graine se trouve projetée en raison du principe d'inertie. Et c'est là la projection brusque signalée par Mattheus Sylvaticus.

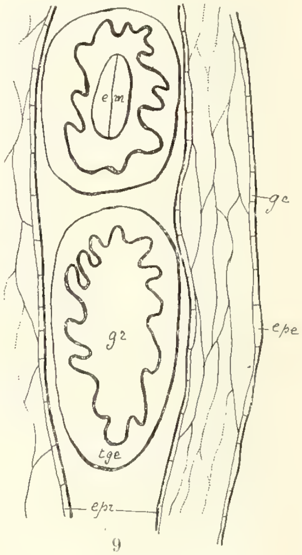
Dans le second cas, alors que la déhiscence du fruit s'est produite naturellement, les phénomènes sont les mêmes, mais plus lents ; l'on peut constater deux stades : un premier où la graine progresse lentement jusqu'à la fente de déhiscence, s'engage petit à petit dans cette fente, s'y creuse un véritable chenal ; puis nous sommes au deuxième stade : le phénomène brusque, instantané, se produit, le grand diamètre de la graine est passé, la résistance de la paroi est vaincue, la projection a lieu.

Tels sont les phénomènes que l'on constate macroscopiquement et que l'étude microscopique permet d'expliquer rationnellement.

Le rôle du mucilage dans la projection de la graine est rendu évident si, sortant du domaine de l'anatomie normale, on pénètre dans celui de la pathologie végétale. Effectivement, un champignon parasite, dont les spores ressemblent à un Ustilago, vit sur *Oxalis stricta*. Si l'infestation a lieu suffisamment tard,



8



9

Fig. 8. — Coupe longitudinale du fruit d'*Oxalis Stricta* L. — Mêmes abréviations que pour figure 3. — Fig. 9. — Coupe longitudinale du fruit d'*Oxalis Stricta* L. — Comparer avec la figure 8 et constater que tout est semblable, à l'exception de la présence du mucilage.

l'on peut voir le filament mycélien courir dans le pédoncule du fruit sans qu'il y ait aucune déformation macroscopique, ni microscopique de l'hôte. L'on a l'aspect d'une plante normale, à l'exception près de la présence du mucilage : celui-ci disparaît dans la plante parasitée.

L'on se trouve alors en présence d'un fruit déhiscent d'une façon parfaitement normale, dont la graine est constituée anatomiquement comme une graine normale avec même différenciation du tégument séminal, et la projection de cette graine n'a pourtant pas lieu. Dans ce cas, l'on est bien obligé d'admettre le rôle du mucilage.

CONCLUSION

Il est donc vraisemblable que dans la projection des graines d'Oxalis, le tégument séminal ne joue aucun rôle et que les agents de cette projection sont d'une part le mucilage périséminal, d'autre part, d'une façon indirecte, la paroi du fruit.

BIBLIOGRAPHIE

AGARDH. — La déhiscence du fruit chez le Biophytum sensitivum (*Botaniska Notiser*, 1880, p. 116).
BALLERSTOEDT. — Ueber ein interess. Vorichtung zum Ausschleudern der Samenkörner bei O. corniculata und O. stricta (*Naturwiss. Rundschau.* 1886).
CHAUVEL FR. — Recherches sur la famille des Oxalidacées (*Thèse de Doctorat d'Université*, Paris, 1903).
GAUMÉ J. — Contribution à l'étude de la déhiscence du fruit chez les Scrofularinées (*Dipl. d'études*, Paris, 1909),
HILDEBRANDT. — Ueber den Bau der Scheuderfrüchte (*Der Verbreittungsmittel der Pflanzen*, Leipzig, 1873).
LAJACANO. — Sulla structura dei semi di alcuni gruppi di Oxalis (*N. G. Bot. Ital.*, 1882, vol. XIV, p. 97-107).
MATTHEUS SYLVATICUS. — Opus Pandectarum medicinæ (Pavie, 1508),
ZIMMERMANN A. — Mecanische Einrichtung zur Verbreitung der Samen und Frühcte (*Pringsh. Jahr.* XII, p. 573-576).

LES MEDINILLA DE MADAGASCAR

Par H. JUMELLE et H. PERRIER de la BÂTHIE

Les trentre-quatre espèces de *Medinilla* que nous allons décrire ici constituent, dans leur ensemble, un groupement très net, bien distinct de tous les autres genres de Mélastomacées malgaches.

Tous ces *Medinilla* sont glabres (sauf le *Medinilla prostrata*) et ont des feuilles opposées sur lesquelles les nervures transversales qui relient les nervures longitudinales sont invisibles ou peu visibles. Tous aussi sont à fleurs tétramères, avec un calice urcéolé ou campanulé, à bord entier ou à peine denté. Dans tous également les anthères présentent à leur base deux appendices antérieurs, redressés ou, rarement, pendants, et un éperon postérieur. Tous enfin ont un ovaire à quatre loges multiovulées.

Mais, à côté de ces caractères constants, il en est quelques autres très variables.

La plupart, par exemple, de ces *Medinilla* sont épidendres, mais quelques-uns sont des arbustes terrestres dressés. Beaucoup, mais non tous, sont tubéreux ; et les tubercules sont de grosseur et de position très diverses. Les rameaux sont tantôt quadrangulaires et tantôt cylindriques, tantôt assez épais et tantôt grêles. Les feuilles sont presque toujours coriaces, mais certaines peuvent rester minces et d'autres peuvent être très charnues. Dans ces dernières, les nervures principales deviennent invisibles ; chez les autres, au contraire, ces nervures sont bien marquées, au nombre de une à neuf. Dans la fleur, le caractère peut-être le plus variable est la longueur des appendices staminaux antérieurs, ainsi que de l'éperon postérieur de l'anthère.

L'ovaire peut être aussi plus ou moins soudé, ou bien uni par des lamelles au calice.

Si nous nous bornions à décrire successivement tous ces *Medinilla*, cette étude ne serait pas seulement monotone, elle ne donnerait qu'une idée très confuse des affinités plus ou moins grandes que présentent toutes ces plantes; et l'on saisira certainement mieux quels sont les caractères qui les rapprochent ou ceux par lesquels elles se séparent, si nous tentons d'établir quelques grandes subdivisions.

Nous ne ferons d'ailleurs, en procédant ainsi, que suivre l'exemple donné par Cogniaux dans le Prodrome. Les caractères que nous utiliserons ne seront toutefois pas exactement ceux dont ce botaniste a tenu compte. Nous croyons, par exemple, qu'il est souvent difficile de distinguer les feuilles vraiment sessiles de certaines feuilles très brièvement pétiolées. Par contre, nous sommes surpris que Cogniaux ait complètement négligé le bon caractère que nous paraît fournir la longueur des appendices antérieurs des étamines. Et Cogniaux s'en est, en fait, si peu préoccupé qu'il n'y fait la plupart du temps aucune allusion, même pour des espèces dans la diagnose desquelles les premiers descripteurs, Baker notamment, ont donné souvent à cet égard des indications très précises.

I

Tous nos *Medinilla* étant à feuilles opposées et à fleurs tétramères, nous adopterons, comme premier caractère de subdivision, la nervation.

I. — FEUILLES CHARNUES, A NERVURES INVISIBLES.

Les deux espèces de ce groupe, récoltées dans le Haut-Anosivolo, sont celles qui, par leur port, se séparent le plus de nos autres *Medinilla*. Ce sont de petites plantes *non tubéreuses*, dont la tige très grêle s'enracine aux nœuds, où elle porte de petites feuilles très charnues.

Ces feuilles, de 10 à 15 millimètres de longueur, et distinctement pétiolées (2 millimètres), sont plan-convexes et ovales ou un peu obovales (11 à 15 millimètres sur 10 à 11) dans le MEDINILLA SEDIFOLIA, tandis qu'elles sont biconvexes, plus larges à la base qu'au sommet, et ordinairement cordées, dans le MEDINILLA CORDIFERA, où elles ont 10 à 12 millimètres aussi bien en largeur qu'en longueur.

En outre, dans le *Medinilla sedifolia*, les appendices staminaux antérieurs égalent *au plus* le tiers de l'anthère ; dans le *Medinilla cordifera*, ces appendices sont égaux *au moins* à ce tiers.

Dans les deux plantes, le calice est urcéolé (8 millimètres), avec quatre légères saillies sur le bord. Les pétales du *Medinilla sedifolia* sont oblongs, un peu obovales, arrondis au sommet, de 15 millimètres sur 10 ; ceux du *Medinilla cordifera* sont oblongs, à sommet obtus, de 18 millimètres sur 9. Les anthères de la première espèce ont un filet de 7 millimètres et une anthère de 3^{mm},5, avec un éperon postérieur de 4 millimètres ; celles de la seconde espèce ont un filet de 9 millimètres et une anthère de 7 millimètres, avec un éperon postérieur de 3 millimètres. Dans l'une et l'autre le style, long et grêle (13 millimètres), se termine par un stigmate ponctiforme.

II. — FEUILLES UNINERVES.

L'unique espèce de ce groupe que nous ayons à décrire est bien voisine, à divers égards, des deux précédentes. Ses rameaux sont encore grêles et traînants, radicants aux nœuds, et ils portent aussi de petites feuilles qui, sans être aussi grasses que celles du *M. sedifolia* et du *M. cordifera*, sont cependant fortement crassulescentes. Mais, sur la face inférieure du limbe, la nervure médiane, blanchâtre, est ici bien visible ; les deux nervures latérales ne sont, au contraire, généralement pas distinctes.

Une autre particularité de l'espèce, que nous nommerons le MEDINILLA PROSTRATA, est la présence de nombreux poils sur les jeunes rameaux, sur le pétiole et sur la face inférieure du limbe. Nous avons déjà dit que tous les autres *Medinilla* que nous étudierons ici sont entièrement glabres.

Le *Medinilla prostrata* est épidendre, et ses rameaux sont complètement couchés sur les troncs, contre lesquels ils s'appliquent étroitement. Ces rameaux portent de *petits tubercules* qu'on n'observe pas dans les deux espèces précédentes.

Les feuilles sont à pétiole court (3 millimètres). Le limbe est ovale, ou obovale, ou encore parfois plus large à la base qu'au sommet, ou quelquefois aussi presque arrondi ; il a de 15 à 20 millimètres sur 10 à 15.

Les fleurs sont axillaires, isolées, petites, sur de très courts pédicelles. Dans nos échantillons elles sont encore en bouton et ont alors 5 millimètres environ. Le calice, urcéolé-campanulé, est velu, blanchâtre, un peu étranglé à quelque distance au-dessous du sommet ; son bord est légèrement marqué de quatre petites dents. Les pétales sont rouge-corail, obovales et à sommet très obtus. Les deux filaments antérieurs de l'anthère sont courts (1 millimètre), obtus ; l'éperon postérieur est également obtus, et encore plus petit.

Dans les environs de la baie d'Antongil, à Rantabé, l'espèce croît dans les bois, vers 500 mètres d'altitude.

III. — Feuilles triplinerves.

Ce troisième groupe est celui dans lequel rentrent la plupart de nos espèces ; il y a donc lieu de le subdiviser en plusieurs groupes secondaires. Un premier caractère peut nous être fourni par le limbe, qui tantôt reste plus ou moins large à la base et tantôt se rétrécit jusqu'à devenir aigu. D'autre part, les plantes qui appartiennent à ces deux sous-groupes sont à rameaux tétragones ou plus ou moins cylindriques.

A. — Limbe non aigu à la base et rameaux non tétragones.

I. — Nous ne saurions trop redire que c'est surtout dans le but de rendre plus claire la description de nos nombreuses espèces de *Medinilla* que nous avons établi tous ces groupements, qui ne correspondent pas toujours à des subdivisions nettement délimitées. Nous admettons, par exemple, que sont à feuilles triplinerves certaines espèces chez lesquelles le limbe n'a ordinairement que trois nervures bien visibles et dont pourtant les plus grandes feuilles peuvent présenter, en outre, deux autres nervures marginales qui les rendent, par conséquent, exceptionnellement quintuplinerves.

De même nous venons de considérer comme uninerve le limbe du *Medinilla prostrata* qui possède cependant deux nervures latérales, mais très rarement et très peu perceptibles.

Il n'y a pas, dès lors, de ligne réelle de démarcation entre ce *Medinilla prostrata* et les premières espèces de notre troisième groupe, chez lesquelles les deux nervures principales latérales commencent seulement à devenir ordinairement (et non plus exceptionnellement) plus ou moins visibles.

Ces quatre espèces qui nous amènent du *Medinilla prostrata*, où une seule nervure est réellement apparente, aux *Medinilla* où, au contraire, il y a vraiment trois nervures proéminentes, sont le MEDINILLA ANDRARANGENSIS, le MEDINILLA MATITANENSIS, le MEDINILLA ANGUSTIFOLIA et le MEDINILLA TRIANGULARIS.

De ces quatre espèces, les trois dernières sont à feuilles allongées et offrent ainsi une certaine ressemblance d'aspect; la première, par contre, en est bien distincte et rappellerait plutôt, si l'on ne considère du moins encore que la forme générale du limbe, le *Medinilla prostrata.*

Le limbe, en effet, du *Medinilla andrarangensis* est *ovale presque arrondi*, de 20 millimètres environ de longueur sur 18 millimètres de largeur, un peu émarginé au sommet. Il est toutefois plus coriace que charnu, et les deux nervures marginales deviennent souvent assez apparentes. Elles s'insèrent à la base de la nervure médiane, et le limbe pourrait donc aussi bien être considéré comme trinerve. La face inférieure est glabre. Le pétiole est presque nul et réduit à une sorte d'épaississement aussi large que long.

Ce *Medinilla*, vu par l'un de nous à 1 200 mètres d'altitude sur les quartzites qui avoisinent les sources de l'Andraranga, n'est plus un épiphyte rampant, mais un arbuste de 1 à 2 mètres.

Les fleurs, notablement plus grandes que celles du *M. prostrata*, semblent isolées aux aisselles des feuilles ; elles sont portées par de longs pédicelles (2 centimètres), sur lesquels sont une ou deux paires de petites bractées opposées. Le calice, qui est rouge sombre comme ce pédicelle et ces bractées, est d'abord urcéolé, puis s'élargit brusquement dans sa partie supérieure; il est à bord entier, avec à peine quatre petites dents. Il a 4 à 5 millimètres de hauteur totale. Les lobes corollaires, d'un rouge violet sombre, sont larges, ovales, de 10 millimètres sur 7, à sommet obtus, et sont très peu rétrécis à la base. Les huit étamines dépassent ces pétales. Le filet, très aplati, est environ deux fois plus long que l'anthère. Celle-ci présente à sa base, en avant, deux petites cornes, et en arrière un éperon à peu près de même longueur que ces cornes, mais un peu plus gros, obtus. Le style, de 13 à 14 millimètres de longueur, dépasse les étamines.

Chez les trois autres espèces déjà citées, et dont les feuilles n'ont encore qu'une nervure bien distincte, nous avons dit que ces feuilles offrent entre elles une certaine ressemblance *par leur forme allongée étroite*. On peut cependant les reconnaître assez aisément aux quelques caractères suivants :

A. — Le limbe n'est pas coriace ; il est un peu cordé à la base, longuement aigu, de 10 centimètres sur 12 millimètres. C'est le *Medinilla matitanensis*.

B. — Le limbe, au contraire, est coriace. Mais :

a. Il est étroit (16 centimètres sur 15 millimètres), un peu cordé à la base, longuement aigu, avec une nervure médiane rouge. C'est le *Medinilla angustifolia*.

b. Il est encore étroit, mais, sa base nettement cordée étant la partie la plus large, il est exactement triangulaire (10 à 14 centimètres sur 15 à 18 millimètres), longuement aigu, à nervure médiane non rouge. C'est le *Medinilla triangularis*.

C'est évidemment, du reste, comme conséquence de la forme étroite du limbe que la nervure médiane de toutes ces feuilles est seule très prononcée ; et la ressemblance de tous ces limbes est due à ce que, en outre, ils sont les uns et les autres longuement aigus, plus ou moins cordés à la base et très brièvement pétiolés. Dans les trois espèces, d'autre part, les fleurs, qui sont roses dans le *M. matitanensis*, rouge sombre ou rouge-corail, ainsi que les pédicelles, dans les deux autres, sont de faibles dimensions. Mais si nous tenons compte maintenant de la longueur des appendices antérieurs de l'anthère, nous voyons que ces appendices égalent :

Le cinquième ou le quart au plus de l'anthère dans le *Medinilla triangularis*;

Le quart ou le tiers dans le *Medinilla matitanensis*;

Le tiers ou la moitié dans le *Medinilla angustifolia*.

Et ces différences vont être accentuées par une description plus complète.

Le *Medinilla matitanensis* est un arbuscule épidendre des bois du Matitana, à 100 mètres d'altitude. Il porte des tubercules arrondis qui sont de la grosseur d'une pomme de terre et sont appliqués contre le tronc des arbres. Les feuilles ont un pétiole de 1 à 2 millimètres. Les fleurs semblent isolées aux aisselles des feuilles et portées par de très courts pédicelles. Le calice (2mm,5) est campanulé, avec quatre toutes petites dents latérales. L'éperon postérieur de l'anthère est fort, cylindrique, obtus, de même longueur à peu près que les filaments antérieurs. Ceux-ci, plus grêles, sont dressés, cylindriques, également obtus. Le style, à stigmate ponctiforme, a 3 millimètres environ.

Les deux autres espèces sont des épidendres non tubéreux.

Le *Medinilla angustifolia* croît dans les bois de la baie d'Antongil, à 400 mètres d'altitude. Les feuilles ont un pétiole de 1 à 3 millimètres. Le limbe est presque trinerve, plutôt que triplinerve, car les deux nervures latérales, très fines, partent à peu près exactement de la base de la nervure médiane. Les inflorescences sont des cymes axillaires de deux à quatre fleurs; l'axe principal a 3 millimètres et les pédicelles ont 4 millimètres. Le calice (3 millimètres) est campanulé, à bord entier. Les lobes corollaires (5mm,5 sur 3 millimètres) sont ovales, larges à la base, à sommet anguleux un peu obtus. Les filets staminaux ont 2mm,5 et les anthères 3 millimètres; l'éperon postérieur, beaucoup plus court que les appendices antérieurs, qui sont deux petits filets tubulés dressés, est obtus (3/4 de millimètre). Le style, de 5 millimètres, est à stigmate ponctiforme.

Le *Medinilla triangularis* diffère essentiellement du précédent :

1° Par son limbe légèrement plus large et bien plus nettement triangulaire;

2° Par ses nervures non rouges;

3° Par ses nervures latérales moins distinctes, et qui partent aussi à peu près du pétiole, mais sont très arquées à la base;

4° Par la moindre longueur des appendices antérieurs de l'anthère;

5° Par la plus grande longueur relative, au contraire, de l'éperon postérieur, qui, ici, est encore plus épais, mais à peu près aussi long que les appendices antérieurs.

Ce *Medinilla triangularis* se trouve dans les bois du Mananara, à 200 mètres d'altitude. Il est épidendre et pendant. Les feuilles ont un pétiole assez épais, de 3 à 4 millimètres. Les inflorescences sont des cymes axillaires de cinq à sept fleurs, à axe principal court (2 millimètres), mais à pédicelles secondaires plus longs. Ces pédicelles, ainsi que le calice et la corolle, sont rouge corail. Le calice (2 millimètres) est campanulé, à bord entier. Les lobes corollaires ($4^{mm},5$ sur 2) sont ovales, un peu aigus. Les filets staminaux ont un peu moins de 3 millimètres; les anthères ont $3^{mm},5$. Le style, de 6 millimètres, est à stigmate ponctiforme.

Par la forme générale de leurs limbes, ces trois espèces sont à placer au voisinage immédiat du *Medinilla lanceolata* Bak., et aussi du *Medinilla sarcorhiza* et du *Medinilla Chapelieri* de Cogniaux. Le *Medinilla sarcorhiza* Cogn., qui était le *Dissochæta sarcorhiza* Baill., de Sainte-Marie, est, croyons-nous, la seule espèce du genre sur laquelle, jusqu'alors, des tubercules aient été signalés, alors que nous allons voir pourtant, au cours de cette étude, que la tubérisation est, à Madagascar, un caractère très fréquent du genre.

Il ne nous semble pas, du reste, que ce *Medinilla sarcorhiza* soit notre *Medinilla matitanensis*, car Cogniaux dit notamment que ses nervures sont fortement proéminentes sur la face inférieure; or, dans notre espèce, la nervure médiane, un peu canescente, est, nous le savons, seule bien visible. Puis les fleurs du *Medinilla sarcorhiza* seraient en cymes assez longues (1 centimètre à $1^{cm},5$), et ces fleurs, à pétales de 5 à 6 millimètres, sont plus grosses que celles de notre *Medinilla matitanensis*.

Quant aux deux autres espèces, elles ne pourraient être identifiées qu'au *Medinilla Chapelieri*, puisqu'elles ne sont pas tubéreuses ; mais ce *M. Chapelieri*, n'a pas les nervures rouges du *M. angustifolia*, et son limbe est plus court et relativement plus large que celui du *Medinilla triangularis*.

II. — Dans les espèces suivantes, les deux nervures latérales deviennent plus nettes que dans les précédentes.

Cependant le limbe peut encore être assez allongé et étroit, et lancéolé ; et il l'est dans les deux espèces MEDINILLA AMBRENSIS et MEDINILLA CALCICRASSA, que nous distinguons ainsi.

Le limbe n'est pas coriace et n'a que 7 à 8 centimètres pour une largeur de 12 à 20 millimètres ; les nervures sont encore peu saillantes. Les filaments antérieurs des anthères égalent la moitié ou les deux tiers de ces anthères, et l'éperon postérieur est presque aussi long. C'est le *Medinilla ambrensis*.

Le limbe est coriace, plus allongé que le précédent (10 à 12 centimètres sur 15 à 20 millimètres) ; les trois nervures principales sont très nettes. Les appendices staminaux antérieurs égalent le tiers de l'anthère, et l'éperon postérieur est épais et très court, presque aussi large que long. C'est le *Medinilla calcicrassa*.

En somme, ces deux espèces sont encore assez voisines des trois précédentes. Par son limbe mince, le *Medinilla ambrensis* se rapproche surtout du *Medinilla matitanensis* ; ce limbe, encore un peu cordé à la base, et très brièvement pétiolé, est toutefois moins allongé et plus ovale, et, en conséquence, devient souvent quintuplinerve. Les fleurs, roses, sont encore petites, mais en cymes nettes. L'espèce n'est pas tubéreuse.

Au contraire est à tubercules le *Medinilla calcicrassa*, qui, par l'épaisseur de ses feuilles, se rattacherait plutôt aux *Medinilla angustifolia* et *triangularis*. Mais son limbe nettement pétiolé (5 à 10 millimètres), un peu cordé, tend aussi à devenir plus ovale que le précédent. Il ne se rétrécit pas en lame triangulaire presque dès la base, comme celui du *Medinilla triangularis* ; il conserve la même largeur sur une grande partie de sa longueur et est plus brièvement acuminé. Il n'est pas aussi étroit que celui du *Medinilla angustifolia* et n'est pas falciforme comme l'est souvent celui-ci ; enfin, ses trois nervures blanchâtres sont très saillantes. Nous savons, d'autre part, que le *M. angustifolia* et le *M. triangularis* ne portent pas de tubercules.

Le *Medinilla ambrensis*, à rameaux très minces, est épidendre sur les troncs, à 1000 mètres d'altitude, sur la montagne d'Ambre. Les inflorescences sont de petites cymes grêles de trois à sept fleurs, à axe principal assez long (1 centimètre) et à pédicelles plus courts (5 millimètres). Le calice (2 à 3 millimètres) est urcéolé, mais élargi vers le sommet, qui est à bord entier. Les pétales (3 millimètres environ) sont obovales. Dans les fleurs en bouton, les filets staminaux ont 2 millimètres et les anthères ont la même longueur. Les deux appendices antérieurs, dont nous avons déjà indiqué les dimensions, sont aigus. Le style est à stigmate ponctiforme.

Le *Medinilla calcicrassa* est un épidendre des bois de Masoala, à 500 mètres d'altitude. Les rameaux sont plus épais que ceux du *Medinilla ambrensis*. Les deux nervures latérales, non arquées à la base, naissent plus ou moins près du pétiole. Les fleurs, d'un rouge corail, sont en petites cymes axillaires ombelliformes. Le calice (4 millimètres) est urcéolé, à bord entier, mais avec quatre petites dents un peu au-dessous du sommet. Les lobes corollaires, ovales, larges dès la base, arrondis au sommet, ont environ 6 millimètres sur 4^{mm},5. Les anthères sont rouges. Le style a 6 millimètres.

Les trois autres espèces du même groupe, après ces deux premiers *Medinilla*, sont à feuilles plus nettement ovales, mais de plus en plus petites. En effet :

Le limbe a 16 centimètres environ sur 5, est un peu tronqué à la base et finement acuminé au sommet; et les appendices antérieurs de l'anthère sont des filaments *qui dépassent ces anthères*. C'est le MEDINILLA LONGIFILA.

Il est moins coriace, a 8 ou 10 centimètres sur 30 à 33 millimètres, est obtus et très légèrement auriculé à la base, acuminé au sommet; et les filaments antérieurs égalent environ la moitié de l'anthère. C'est le MEDINILLA MICRANTHA.

Il est plus petit (4 à 7 centimètres sur 20 à 23 millimètres), très obtus et presque arrondi à la base, plus étroit mais encore très obtus au sommet ; et les appendices antérieurs égalent la moitié de l'anthère. C'est le MEDINILLA UNCIDENS.

Ce *Medinilla uncidens* est un arbuste à souche tubéreuse. Le *Medinilla micrantha* et le *Medinilla longifila* sont épidendres, mais le premier n'est pas tubéreux et le second l'est.

Le *Medinilla longifila* croît dans les bois de Masoala, vers 500 mètres d'altitude. Les rameaux sont cylindriques, d'un diamètre de 5 à 6 millimètres. Les feuilles sont à pétiole épais et très court, de 1^{mm},5 au plus. Le limbe est ovale, étroit à la base, qui cependant n'est pas aiguë ; il est glabre. La nervure médiane est la plus grosse ; les deux nervures latérales, qui partent de 1 centimètre de la base, sont plus fines. Il peut y avoir, quoique peu perceptibles, deux nervures marginales excessivement fines qui naissent presque à la base même. Les fleurs, roses, sont en cymes fasciculées axillaires et sont assez nombreuses à l'aisselle de chaque feuille ; les pédicelles floraux sont grêles, de 1 centimètre environ. Le calice (5 à 6 millimètres) est urcéolé, avec une dilatation au sommet, qui est à bord entier. Les quatre pétales, un peu inégaux, à base tronquée, sont arrondis au sommet ; ils ont 10 millimètres sur 4^{mm},5. Les filets staminaux ont 6 millimètres, et les anthères 4 millimètres ; les filaments antérieurs, grêles et dressés, ont 5 millimètres, et l'éperon postérieur 2 millimètres. Le style a 6 millimètres.

Le *Medinilla micrantha* est un arbuste épidendre, très rameux et à feuilles persistantes, qu'on trouve, à 1 200 mètres d'altitude, sur les troncs des gros arbres, dans les bois du versant Est du massif d'Andringitra. Sur ses rameaux cylindriques les feuilles sont pétiolées (3 millimètres). Les deux nervures latérales partent de la nervure médiane à 2 ou 3 millimètres de la base. Dans les grandes feuilles on aperçoit, en plus, deux très fines nervures marginales. Les inflorescences, axillaires, sont grêles, avec un pédoncule principal de 2 centimètres et des pédicelles secondaires de 2 à 3 millimètres, formant de petites cymes de cinq à sept fleurs. Le calice est campanulé ; les lobes corollaires, très larges dès la base, sont arrondis au sommet et ont 3 à 4 millimètres sur 2. Dans les fleurs non encore ouvertes, les anthères et les filets sont à peu près de même longueur (2 millimètres) ; l'éperon postérieur est épais, obtus, et les deux appendices antérieurs, dressés, sont à peu près aussi longs que cet éperon (1 millimètre), aussi épais ou plus épais.

Le *Medinilla uncidens* est une espèce du mont Vatovavy, vers 300 mètres d'altitude. C'est un arbuste très rameux, haut de 1 à 2 mètres, à souche tubéreuse. Les rameaux sont assez épais (5 à 6 millimètres), noueux. Les feuilles sont à très court pétiole (2 millimètres). Le limbe est plus large dans la moitié inférieure, où la base est arrondie, que dans la moitié supérieure; son sommet est atténué, quoique nettement obtus et même un peu émarginé. Les deux nervures latérales naissent à 4 millimètres de la base de la nervure médiane.

Les inflorescences sont de petites cymes axillaires de deux à quatre fleurs. Le calice ($4^{mm},5$) est vert, bordé supérieurement de rouge, campanulé, avec, un peu au-dessous du sommet, quatre petites dents en forme de tout petits crochets épineux. Les lobes corollaires sont rose foncé, obovales-oblongs, de 10 à 12 millimètres sur 5 a 7, obtus au sommet, qui est un peu anguleux. Anthère et style sont blanc jaunâtre. Dans l'étamine encore repliée le filet a 7 millimètres et les anthères $5^{mm},5$. L'éperon postérieur est un talon de 1 millimètre environ, épais, large, crénelé ou lobulé à l'extrémité ; les filaments antérieurs sont subulés, grêles, un peu plus longs ($3^{mm},5$) que la moitié de l'anthère. Le style est grèle, long de 16 millimètres, à stigmate ponctiforme.

B. — Limbe non aigu à la base et rameaux tétragones.

La forme tétragone des rameaux est plus ou moins accentuée. Dans le Medinilla parvifolia Bak. et dans les trois espèces que nous avons nommées Medinilla cymosa, Medinilla masoalensis et Medinilla andasibeensis, elle n'est vraiment nette que sur les rameaux les plus grêles et disparaît ou devient vague sur les rameaux plus épais.

Ces quatre *Medinilla* sont, d'ailleurs, déjà bien distincts entre eux par leurs inflorescences, car :

Chez le *Medinilla masoalensis* les fleurs semblent généralement isolées ;

Chez le *Medinilla cymosa* elles sont disposées en grandes cymes lâches longuement pédonculées (3 à 4 centimètres) ;

Chez le *Medinilla parvifolia*, ces cymes sont plus courtes, plus grêles, plus brièvement pédonculées (1 à 2 centimètres) ;

Chez le *Medinilla andasibeensis*, elles sont encore plus courtes, et le pédoncule n'a plus que 5 millimètres environ.

D'autre part :

Les limbes du *Medinilla parvifolia* et du *Medinilla masoalensis* ont une grande ressemblance et sont tous deux assez régulièrement ovales, mais celui du *Medinilla parvifolia* est de dimensions un peu moindres (18 à 28 millimètres sur 10 à 18) que celui du *Medinilla masoalensis* ;

Celui du *Medinilla cymosa* a 6 à 7 centimètres sur 3 à 4, et est un peu rétréci, mais obtus, au sommet ;

Celui du *Medinilla andasibeensis* a à peu près les mêmes dimensions, mais est plus longuement rétréci en un acumen un peu obtus au sommet.

Dans les trois espèces MEDINILLA FLAGELLIFERA, MEDINILLA VOHIPARARENSIS et MEDINILLA QUARTZITARUM les gros rameaux eux-mêmes restent quadrangulaires.

Mais, tandis que les feuilles du *Medinilla vohiparensis* et du *Medinilla quartzitarum* sont triplinerves, comme celles des trois espèces précédentes, celles du *Medinilla flagellifera* sont souvent quintuplinerves, ce qui est en rapport avec la largeur fréquemment plus grande de leur limbe. Celui-ci, en effet, qui est oblong-lancéolé, a de 13 à 15 centimètres de longueur sur 3 centimètres à $4^{cm},5$ de largeur dans ce *Medinilla flagellifera*, tandīs que le limbe ovale-lancéolé du *Medinilla vohipararensis* peut encore avoir 15 centimètres de longueur mais n'a pas plus de 3 centimètres de largeur, et que celui du *Medinilla quartzitarum*, ovale et plus petit, n'a que 5 à 6 centimètres súr 15 à 20 millimètres.

Dans ces deux dernières espèces, les deux filets antérieurs de l'anthère sont plus courts que l'anthère (4/5 de cette anthère dans le *Medinilla vohipararensis* ; 2/3 à 3/4 dans le *Medinilla quartzitarum*) ; dans le *Medinilla flagellifera*, au contraire, les deux appendices dépassent largement l'anthère, car ils peuvent avoir 6 millimètres, sur une anthère qui n'en a que 4. L'éperon postérieur est plus gros et court dans les trois espèces.

A l'exception du *Medinilla parvifolia*, du *Medinilla quartzi-*

tarum et du *Medinilla cymosa*, ces espèces sont épidendres, et le *Medenilla masoalensis* est en outre tubéreux.

Le *Medinilla parvifolia* est un arbuste de 1 à 2 mètres, poussant à 1 700 mètres d'altitude dans les bois du Tsaratanana. Ses rameaux sont très grêles (1 à 2 millimètres), rendus nettement verruqueux par les saillies de leurs petites lenticelles. Les feuilles, persistantes et coriaces, brièvement (2 millimètres) pétiolées, sont plus petites que dans les trois espèces précédentes, car le limbe, qui avait chez ces espèces plus de 3 centimètres de longueur, en a ici, au contraire, moins de 3. Il est régulièrement ovale, obtus ou arrondi et un peu cordé à la base, obtus au sommet, qui est souvent un peu émarginé. Il a de 18 à 28 millimètres sur 10 à 18. Les fleurs, petites et rouges, sont en petites cymes pauciflores axillaires, dont l'axe principal a de 1 à 2 centimètres de longueur. Le calice, urcéolé, à bord entier, avec quatre toutes petites dents latérales ponctiformes, a $2^{mm},5$ de hauteur. Les quatre lobes corollaires sont ovales, arrondis au sommet, larges dès la base, et ont 4 millimètres sur 3. Les huit étamines ont des filets de $2^{mm},5$ et des anthères de 1 millimètre; l'éperon postérieur est cylindrique, obtus, et les deux appendices antérieurs, dressés et à peu près de même grosseur que cet éperon, égalent environ la moitié de l'anthère. Le style, à stigmate ponctiforme, est long environ de 3 millimètres.

Le *Medinilla cymosa* est un arbuste de 1 à 2 mètres, des bois des environs du mont Tsaratanana, vers 1700 mètres d'altitude. Ses rameaux sont ascendants et diffus. Les feuilles sont persistantes, presque sessiles; le pétiole n'est représenté en somme que par un très court épaississement de la base de la nervure principale. Le limbe, de 6 à 7 centimètres sur 3 à 4, est triplinerve, ovale, arrondi et un peu cordé à la base, rétréci au sommet en un large et court acumen obtus.

Les deux nervures latérales, un peu moins épaisses seulement que la nervure médiane, s'en détachent à un demi-centimètre environ de la base, ou à une distance moindre. Les fleurs, rouges, sont en assez grand nombre sur leurs grandes cymes lâches longuement pédonculées. Le calice est urcéolé, à bord entier, haut de 6 millimètres à peu près. Les quatre pétales sont obovales, à base tronquée, de 5 millimètres sur 4; le sommet même est un peu anguleux, mais les bords au-dessous s'arrondissent très vite. Les filets staminaux ont 5 millimètres à peu près ; les anthères, de $2^{mm},5$, présentent en avant deux petits filets courts, un peu arqués vers le haut, et, en arrière, un court éperon conique. Le style a 9 millimètres. Les fruits, de 7 millimètres sur 5, sont charnus et rouges.

Le *Medinilla andasibeensis* est un épidendre des cimes à bruyères de la forêt d'Andasibe, dans le Haut-Onive, vers 1 400 mètres d'altitude. Les feuilles ont un pétiole épais, de 3 millimètres de longueur environ. Le limbe est ovale, de 6 centimètres environ sur $2^{cm},5$, coriace, à base rétrécie et un peu cordée, à sommet un peu plus longuement acuminé et moins obtus que dans l'espèce précédente. Les nervures latérales se détachent à 6 millimètres environ de la base de la nervure médiane. Les inflorescences sont de petits fascicules courts d'une dizaine de fleurs ; l'axe principal a 4 millimètres et les axes suivants 3 millimètres à peu près. Le calice est urcéolé, de 3 millimètres, avec quatre très petites dents. Les lobes corollaires sont roses, obovales, de 4 millimètres sur 3. Les anthères ne portent en avant que deux petits crochets recourbés et en arrière un plus gros éperon conique, à peu près de même longueur. Le style a 3 millimètres.

Le *Medinilla masoalensis* croît à Masoala, vers 500 mètres d'altitude. Ses rameaux sont grêles (2 millimètres de diamètre). Les feuilles ont un court pétiole de $1^{mm},5$; le limbe est régulièrement ovale, obtus, ou parfois cependant un peu aigu à la base, et obtus au sommet, qui est parfois légèrement émarginé. Il est notablement plus petit que dans les deux *Medinilla* précédents. Les deux nervures latérales sont à $2^{mm},5$ à 3 millimètres de la base de la nervure médiane. Les fleurs, que nous avons dit être isolées, sont d'un rouge-corail. Le calice est entier, haut de 8 millimètres, avec quatre petites saillies dentiformes au-dessous du sommet. Les quatre lobes corollaires, de 8 millimètres, sont larges et obovales, très arrondis et à bord presque droit au sommet, qui n'est qu'un peu plus large (6 millimètres) que la base (4 millimètres). Les filets staminaux ont 5 millimètres ; les anthères, de 3 millimètres, présentent, en avant, deux filaments dressés un peu épais, égalant les deux tiers ou les trois quarts de ces anthères, et, en arrière, un éperon obtus, épais et court, se présentant plutôt sous l'aspect d'une bosselure basilaire conique. Le style a 7 millimètres.

Le *Medinilla flagellifera*, des bois du Mananara, vers 200 mètres d'altitude, est à tiges pendantes. Ses rameaux tétragones sont assez gros (5 à 6 millimètres d'épaisseur). Les feuilles sont coriaces, à pétiole épais et court, de 4 à 5 millimètres. Le limbe, de 13 à 15 centimètres sur 3 centimètres à 4^{cm}, 5, est oblong-lancéolé, large dès la base, qui est cordée, puis à bords d'abord droits, mais ensuite se rétrécissant vers le sommet, qui est aigu et un peu acuminé. Il est triplinerve ou quintuplinerve suivant les dimensions. Dans les grandes feuilles, les deux premières nervures latérales se détachent à 2 ou 3 millimètres de la base ; les deux suivantes, par suite de la largeur de la base, sont d'abord arquées avant de se redresser. Les inflorescences sont des fascicules axillaires d'une dizaine de fleurs d'un beau rose, assez longuement pédicellées (1 centimètre). Le calice est campanulé (6 millimètres de hauteur), à bord entier. Les quatre lobes corollaires sont un peu obovales, de 12 millimètres sur 5, larges dès la base, arrondis au sommet. Les filets staminaux ont 7 millimètres. Nous savons déjà que les appendices antérieurs des anthères sont un peu plus longs que ces anthères; l'éperon postérieur, plus gros, d'environ 2 millimètres, est aigu. Le style a 7 millimètres.

Le *Medinilla vohipararensis*, qui est un arbuste épidendre rameux, de 50 centimètres à 1 mètre, se trouve vers 1000 mètres d'altitude, sur la falaise orientale, entre Vohiparara et Andranomafana. Ses rameaux ont 5 millimètres d'épaisseur environ et sont un peu ailés. Ses feuilles ont un pétiole de 4 à 5 millimètres et un limbe ovale lancéolé, de 15 centimètres sur 3. Ce limbe triplinerve, ou presque trinerve, est retréci et un peu acuminé au sommet, et un peu tronqué et cordé à la base; en outre, son maximum de largeur ne correspond pas à cette base même, comme dans le *Medinilla flagellifera*, mais plutôt au tiers médian. Les inflorescences sont des fascicules pauciflores axillaires. Le calice est campanulé, de 5 millimètres de hauteur, à bord entier. Les quatre lobes corollaires, roses, sont oblongs, à sommet arrondi, larges dès la base, de 10 millimètres sur 4. Les filets staminaux ont 5 millimètres; l'anthère, de 5 millimètres également, porte deux filaments antérieurs grêles, flagelliformes, mais qui ne la dépassent pas (4 millimètres), et un éperon postérieur un peu plus gros, aigu, de $2^{mm},5$. Le style est filiforme.

Le *Medinilla quartzitarum* est, comme le précédent, un arbuste qui atteint 1 à 2 mètres mais qui n'est pas épidendre. Il croît à 1 200 mètres d'altitude sur les cimes à bruyères des sources de l'Andraranga. Sur ses rameaux quadrangulaires les feuilles sont légèrement pétiolées (5 millimètres); le limbe est triplinerve, de 5 à 6 centimètres sur 15 à 20 millimètres, ovale, un peu cordé à la base, acuminé au sommet, avec deux nervures latérales qui partent à 4 millimètres environ de la base de la nervure médiane. Les inflorescences sont de petits bouquets cymeux de trois à cinq fleurs, à calice rouge sombre et à corolle rose. Le pédoncule principal a 3 millimètres ; les pédicelles floraux ont 12 millimètres. Le calice est campanuliforme, à bord entier, de 5 à 6 millimètres de hauteur. Les quatre lobes corollaires sont un peu obovales, de 8 millimètres sur 5, assez larges dès la base, très arrondis au sommet. Les filets staminaux sont grêles et ont 5 millimètres de longueur en moyenne; les anthères, de $4^{mm},5$, portent en avant deux filaments subulés dressés, de 3 millimètres environ, et, en arrière, un éperon net, mais assez court ($1^{mm},5$), un peu plus gros que ces filaments. Le style, de 6 millimètres, est grêle, à stigmate ponctiforme.

C. — *Limbe aigu à la base et rameaux non tétragones.*

Dans les espèces que nous rangeons dans cette catégorie, le limbe est ovale acuminé, ou bien ovale ou légèrement obovale, ou bien nettement obovale.

Le limbe est ovale acuminé et a 8 à 9 centimètres sur 5 à 3 dans le Medinilla ovata.

Le limbe est ovale ou faiblement obovale dans le Medinilla macrophyma (où il a de 3 à 7 centimètres sur 15 à 25 millimètres), dans le Medinilla ascenden (où il a de 5 à 7 centimètres sur 2 à 3) et dans le Medinilla pendens (où il a 5 centimètres sur 22 à 24 millimètres).

Il est nettement obovale dans le Medinilla torrentum.

Cette dernière espèce, dont la fleur est caractérisée par la grande réduction des appendices staminaux, qui ne sont plus que deux petits crochets tout juste indiqués, est un arbuste de l'Andringitra.

Les quatre autres espèces sont épidendres et tubéreuses ; à tubercules plus ou moins gros.

Chez le *Medinilla ovata*, ces tubercules sont peu renflés. Les rameaux sont grêles (3 millimètres). Les feuilles sont assez distinctement pétiolées (5 à 9 millimètres). Le limbe est coriace, triplinerve, ou parfois quintuplinerve, deux nervures marginales très fines s'ajoutant, en ce dernier cas, aux trois fortes nervures principales. Certains limbes sont relativement plus larges (8 centimètres sur 5) que d'autres (9 centimètres sur 3) ; mais tous ont un acumen plus ou moins indiqué. Les deux premières nervures latérales se détachent toujours très près (3 à 4 millimètres) de la nervure médiane ; elles sont plus rapprochées du bord que de cette nervure médiane. Les fleurs sont rouge-corail. Le calice est urcéolé campanulé, de 6 millimètres de hauteur et à bord entier. Les quatre lobes corollaires sont ovales ou obovales, obtus, larges dès la base, de 7 millimètres sur 5. Les filets staminaux ont 4 millimètres ; les anthères ont 3 millimètres. Les deux filaments antérieurs, dressés, cylindriques et aigus, sont égaux à peu près aux deux tiers ou à un peu plus de la moitié de ces anthères ; l'éperon postérieur est une sorte de petit talon court, épais et obtus. Le style est un peu en massue. L'espèce vit à 400 mètres d'altitude, dans les bois des environs de la baie d'Antongil.

Le *Medinilla macrophyma*, qui habite les bois des dunes du Bas-Namorona, est une espèce qui avoisine le *Medinilla fasciculata* de Baker, sans cependant être certainement ce *Medinilla fasciculata*, qui est à rameaux plus nettement quadrangulaires et à appendices staminaux antérieurs plus courts. C'est un arbuste très ramifié, de 1 mètre au plus de hauteur. Sa souche est un énorme tubercule de 50 à 60 centimètres de diamètre, de forme très irrégulière et appliqué contre le tronc des arbres. Les racines se renflent également de place en place. Les jeunes rameaux sont un peu anguleux ou comprimés, mais non réellement quadrangulaires. Les feuilles ont un court pétiole de

4 à 5 millimètres. Le limbe, de 3 à 7 centimètres sur 15 à 25 millimètres, est coriace, triplinerve, ovale ou un peu obovale, deltoïde à la base, arrondi au sommet, qui n'est pas émarginé. Les nervures latérales naissent très près de la base. Les fleurs sont presque toujours sur les parties feuillées des branches; elles sont roses et en petites cymes pauciflores brièvement pédicellées. Le calice est campanulé, de 5 millimètres environ, à bord entier. Les quatre pétales sont ovales, aigus au sommet, assez larges dès la base, et ont 7 millimètres sur 5. Les deux filaments antérieurs de l'anthère sont subulés, dressés, et égalent environ la moitié de sa longueur; l'éperon postérieur est un gros talon conique, de 5 millimètres de longueur, avec une petite pointe aiguë. Le style est effilé, à stigmate ponctiforme.

Chez le *Medinilla ascendens*, les racines sont encore tubérifiées, mais en chapelets. Les tiges de cet épidendre des bois du Mananara, à 100 mètres d'altitude, sont ascendantes, très roides. Les feuilles n'ont qu'un très court pétiole, presque aussi large que long. Le limbe, coriace, est ovale, mais un peu plus rétréci vers la base qu'au sommet, qui est obtus, non acuminé, rarement émarginé. La nervure médiane est rouge, comme le pétiole; les deux nervures latérales se détachent à 8 ou 10 millimètres de la base. Les fleurs, entièrement pourpres, y compris le calice (qui est vert dans le *M. rubrinervia*), sont sur les gros rameaux, et groupées, par cinq ou six, en fascicules très courts. Le calice est urcéolé, de 5 millimètres environ de hauteur, à bord entier. Les quatre pétales sont larges dès la base, et à bord supérieur presque droit, quoique marqué, vers le milieu, d'une légère saillie triangulaire. Les filets staminaux, plats, ont 4 millimètres; les anthères, de 3 millimètres, ont deux filets antérieurs obtus, dressés, de 1^{mm},5, mais sont sans éperon postérieur bien visible. Le style, de 8 millimètres, est effilé, à stigmate ponctiforme.

A l'inverse de cette précédente espèce, le *Medinilla pendens*, des bois du Rainany, dans le bassin du Matitana, à 700 mètres d'altitude, est à rameaux retombants. Les feuilles sont brièvement pétiolées (3 millimètres), coriaces. Le limbe est obtus et non acuminé au sommet, qui est un peu émarginé; les trois nervures principales sont bien visibles sur les deux faces, mais surtout sur la face supérieure, sur laquelle elles forment souvent — au moins à sec — trois lignes blanchâtres, dont la médiane est un peu plus épaisse. Les fleurs, charnues, à calice rouge et à corolle rosée, sont, par trois à cinq, en cymes pauciflores axillaires dont le pédoncule principal a 1 centimètre et les pédicelles secondaires à peu près même longueur. Le calice est urcéolé basilairement, puis élargi, entier, haut de 5 millimètres. Les lobes corollaires, de 9 millimètres sur 6, sont presque aussi larges à la base qu'au sommet, qui est arrondi. Les filets staminaux ont 8 millimètres, les anthères 3 millimètres. Les appendices antérieurs sont représentés par deux petites pointes pendantes, de 1 millimètre au plus; l'éperon postérieur est net (1^{mm},5). Le style, de 15 millimètres, est aminci, à stigmate ponctiforme.

Le *Medinilla torrentum* doit le nom spécifique que nous lui avons donné à ce que, dans le massif d'Andringitra, à 1 600 mètres d'altitude, il semble se localiser sur le bord des torrents. Ses tout jeunes rameaux sont un peu anguleux ou comprimés, sans être vraiment triangulaires. Les feuilles sont nettement pétiolées (5 à 6 millimètres), coriaces. Le limbe est obovale, de 4 à 5 centimètres sur 2 à 3, à sommet arrondi et émarginé. Les deux nervures latérales, bien marquées, naissent à 5 millimètres de la base de la nervure médiane. Les fleurs, à calice rouge et à corolle rose, sont en petits fascicules cymeux axillaires. Le calice est d'abord campanulé, puis élargi, à bord entier, haut de 6 millimètres. Les quatre lobes corollaires, de 6 millimètres sur 5, sont ovales, à sommet obtus, assez larges dès la base. Les filets staminaux ont, dans le bouton, 4 millimètres; les anthères ont 3 millimètres. Les appendices antérieurs sont ces deux excessivement petits crochets que nous avons déjà signalés; l'éperon postérieur, de 1 millimètre, est grêle, obtus. Le style est cylindrique, long de 5 millimètres, avec un stigmate ponctiforme.

D. — *Limbe aigu à la base et rameaux tétragones.*

Trois de nos espèces seulement appartiennent à ce groupe, et encore n'en est-il qu'une, le Medinilla campanulata, chez laquelle la forme tétragone se retrouve sur les gros rameaux. Dans les deux autres, qui sont le Medinilla papillosa Bak. et le Medinilla rubrinervia, les tout jeunes rameaux seuls sont réellement quadrangulaires.

Le *Medinilla* que nous rapportons au *Medinilla papillosa* Bak. est peut-être plus exactement une variété *ramosissima* de cette espèce. Ses ramules ne sont pas marqués d'aussi nombreuses lenticelles saillantes que dans le type décrit par Baker et les feuilles sont légèrement plus grandes, mais tous les autres caractères sont tellement voisins que nous ne voyons pas quel est celui qui nous permettrait de distinguer avec certitude les deux plantes. Les filets staminaux antérieurs notamment sont les mêmes dans les deux cas. Car Baker dit bien que les anthères du *Medinilla papillosa* ne sont pas appendiculées à la base ; mais c'est là une erreur manifeste d'observation. Nous avons analysé une fleur de ce *Medinilla papillosa* provenant de l'herbier de Kew ; on y distingue aisément deux petits crochets antérieurs, plus longs que ceux du *Medinilla torrentum*. Et les fleurs de nos échantillons présentent les deux mêmes crochets. Or nous avons vu combien sont cependant variables d'une espèce à l'autre, tant au point de vue de leur longueur que de leur grosseur, ces deux appendices staminaux antérieurs.

Ce *Medinilla papillosa* var. *ramosissima* est, d'ailleurs, très voisin, d'autre part, du *Medinilla torrentum*, qui est également à feuilles coriaces obovales. Mais, dans ce *Medinilla torrentum*, les crochets staminaux antérieurs sont, nous venons de le dire, encore plus courts, puis les jeunes rameaux ne sont pas aussi nettement tétragones. et enfin le limbe est plus grand et relativement plus allongé (4 à 5 centimètres sur 2 à 3 centimètres), et les pétioles sont plus longs (5 millimètres au lieu de 2).

Le *Medinilla papillosa* var. *ramosissima* est, sur les cimes du Tsaratanana, vers 2000 mètres d'altitude, un arbuste de 2 à 3 mètres, très rameux et à rameaux grêles. Sur le limbe, les deux nervures latérales se détachent à 3 millimètres de la base de la nervure médiane. Les fleurs, à calice rouge sombre et à corolle d'un rouge plus clair, sont, par cinq à sept, en petites cymes axillaires. Le calice est urcéolé campanulé, haut de 5 millimètres, à bord entier. Les quatre lobes corollaires sont obovales, de 9 millimètres sur 7, plus grands donc que ceux du *Medinilla torrentum* ; ils sont larges dès la base, arrondis au sommet, avec cependant une petite saillie médiane anguleuse. Les filets staminaux, plats, ont 6 millimètres ; les anthères, de $3^{mm},5$, portent en avant les deux petits appendices roses très courts que nous avons indiqués, et, en arrière, un éperon également rose, à peu près de même longueur que ces appendices, mais plus épais. Le style, de 8 millimètres, a un stigmate ponctiforme.

Tandis que le limbe de ce *Medinilla papillosa* var. *ramosissima* est obovale, de 4 centimètres sur 3, et à sommet arrondi et émarginé, celui du *Medinilla rubrinervia* est ovale-lancéolé, de 8 centimètres sur 22 à 25 millimètres, très rétréci aux deux extrémités, dont la supérieure est légèrement obtuse.

Ce *Medinilla rubrinervia* est une plante épidendre et tubéreuse des bois d'Andasibé, à 1 400 mètres d'altitude. Les feuilles sont pétiolées (5 à 8 millimètres), un peu coriaces, à nervures rouges. Les deux nervures latérales partent très près de la base de la nervure médiane. Les fleurs, à calice vert et à corolle écarlate, sont en fascicules au bas des tiges. Le calice, haut de 6 à 7 millimètres, est urcéolé, à bord marqué seulement de quatre toutes petites dents. Les quatre lobes corollaires sont obovales, à sommet inégalement arrondi, avec une petite dent triangulaire terminale ; ils ont 8 à 9 millimètres de longeur sur 6 millimètres de largeur dans leur partie supérieure et 3 dans leur partie inférieure. Les filets staminaux ont 5 millimètres ; les anthères, de 3 millimètres, ont deux appendices antérieurs dressés, qui égalent environ le tiers de leur hauteur, et un éperon postérieur qui forme un talon court. Le style, de 8 à 9 millimètres, se termine par un stigmate ponctiforme.

Le *Medinilla campanulata*, des bois de Masoala, vers 300 mètres d'altitude, est encore épidendre, mais n'est pas tubéreux. Les feuilles sont pétiolées (4 millimètres), un peu coriaces. Le limbe, ovale-oblong, a de 8 à 21 centimètres sur 22 à 45 millimètres ; il est à base aiguë ou un peu tronquée et se termine par un acumen bien marqué (1 centimètre) légèrement obtus. Il est triplinerve ou quintuplinerve selon ses dimensions. Les deux premières nervures latérales se détachent à 2 à 5 millimètres de la base de la nervure médiane ; les deux nervures marginales, beaucoup plus fines, ne sont visibles qu'immédiatement au-dessus du pétiole. Les inflorescences sont des cymes pauciflores axillaires, à pédoncule principal court mais à pédicelles floraux plus longs (5 à 10 millimètres). Les fleurs sont roses. Le calice est campanulé, haut de 7 millimètres, à bord entier. Les quatre lobes corollaires, de 10 millimètres sur 8 dans les fleurs non encore ouvertes, sont à sommet obtus. Les filets des étamines encore repliées ont 5 millimètres, les anthères 4 millimètres.

Les appendices antérieurs sont deux filets grêles et subulés, qui égalent les trois quarts ou les quatre cinquièmes de la longueur de l'anthère; l'éperon postérieur est assez long (2 millimètres), épais, aigu ou légèrement obtus. Le style est aminci au sommet, avec un stigmate ponctiforme.

VI. — FEUILLES QUINTUPLINERVES.

Par son limbe parfois quintuplinerve — fait déjà relevé aussi d'ailleurs dans le *Medinilla ovata*, le *Medenilla flagellifera* et le *Medinilla longifila* — le *Medinilla campanulata* nous amène à ce groupe d'espèces chez lesquelles la largeur du limbe a pour conséquence la présence constante de cinq nervures principales bien nettes.

Des cinq espèces qui nous offrent ce caractère, et qui sont toutes épidendres, quatre sont tubéreuses; une seule ne l'est pas, le *Medinilla basaltarum*. D'autre part, l'une, le MEDINILLA TUBEROSA, a des rameaux non tétragones, tandis que ces rameaux, au contraire, sont à quatre angles dans :

Le MEDINILLA QUADRANGULARIS, dont le limbe est ovale-oblong (12 centimètres sur 4) et les appendices antérieurs de l'anthère presque nuls;

Le MEDINILLA CACUMINUM, dont le limbe est plus largement ovale (16 centimètres sur $8^{cm},5$) et les appendices plus longs (un huitième environ de la longueur de l'anthère);

Le MEDINILLA BASALTARUM, à limbe elliptique (11 centimètres sur 5), obtus au sommet, et dont les appendices staminaux égalent le tiers à la moitié de l'anthère.

Le MEDINILLA GLOMERATA, dont le limbe est régulièrement ovale (13 centimètres sur 6cm,5) et aigu au sommet, et dont les appendices staminaux égalent presque les trois quarts de l'anthère.

Le *Medinilla tuberosa*, des bois des dunes du Bas-Namorona, est à rameaux peu nombreux, de 1 à 2 mètres de longueur. Ces rameaux assez gros (5 à 7 millimètres) portent, à des intervalles assez espacés, des tubercules irréguliers. Ils sont garnis de grandes feuilles coriaces, de dimensions très variables, à pétiole épais mais presque nul. Le limbe, qui a ordinairement de 17 à 20 centimètres de longueur sur 6cm,5 à 8 centimètres de largeur, est anguleux à la base, aigu mais non acuminé au sommet. Les deux premières nervures sont un peu plus fines que la médiane, dont elles se détachent à 3 centimètres de la base; les deux marginales sont plus grêles. Les inflorescences sont de petits fascicules de trois ou quatre fleurs d'un violet rouge foncé, insérés sur le bas des rameaux et même sur la souche, comme chez le *Medinilla rubrinervia*. Le calice est urcéolé, haut de 7 millimètres, à bord entier, avec toutefois çà et là de petits cils. Les quatre lobes corollaires sont obovales, de 10 millimètres sur 5, arrondis au sommet, mais un peu plus longs et plus étroits à la base que ceux du *Medinilla rubrinervia*. Les filets staminaux ont 5 millimètres. Les deux filaments antérieurs sont à peu près égaux à la moitié de la longueur de l'anthère; l'éperon postérieur est long et aigu. Le style, à stigmate ponctiforme, est mince.

Le *Medinilla quadrangularis* croît dans les bois des environs du Tsaratanana, vers 1700 mètres d'altitude. Ses rameaux sont un peu ailés. Les feuilles sont tout à fait sessiles, coriaces; le limbe est à base tronquée et très légèrement cordée, à sommet non arrondi mais obtus. La nervure médiane est de beaucoup la plus forte; les deux nervures qui en sont le plus rapprochées, et qui se détachent à 1 centimètre environ de sa base, sont déjà notablement plus fines, et les deux marginales, très rapprochées du bord, sont peu apparentes et à insertion presque basilaire. Les fleurs, rouge clair, sont, par trois à cinq, en petits groupes ombelliformes axillaires. Le pédoncule principal a 15 millimètres; les pédicelles ont environ 4 millimètres. La calice est urcéolé, haut de 5 millimètres; et son bord est marqué de quatre petites ondulations correspondant à quatre lobes triangulaires et bas. Les lobes corollaires sont ovales, tronqués à la base, aigus au sommet, et ont 15 millimètres sur 8. Les filets sont longs et plats, de 15 millimètres ; sur les anthères, qui ont 4 millimètres, les appendices antérieurs sont très courts et l'éperon postérieur est étroit, long d'au moins $1^{mm},5$. Le style, à stigmate ponctiforme, a 22 millimètres.

Très voisin de ce *Medinilla quadrangularis* est le *Medinilla cacuminum*, de la même région, mais qui croît un peu plus haut encore sur les cimes à lichens, vers 2 000 mètres d'altitude. Les rameaux sont encore subéreux, quadrangulaires et un peu ailés ; mais nous avons dit que les feuilles sont plus largement ovales. Le limbe est à sommet arrondi, ou quelquefois plus atténué et simplement obtus. Lorsqu'il s'élargit, il peut devenir septuplinerve. Les nervures sont rougeâtres sur la face inférieure. La médiane est toujours la plus forte ; les deux plus voisines s'en détachent à 3 ou 4 centimètres de la base ; les suivantes sont presque basilaires et plus fines, et les deux marginales, lorsqu'il y en a, sont tout à fait à la base et peu perceptibles. Les fleurs, sur le bois, sont par trois à cinq, en petits groupes ombelliformes pédicellés. Le pédoncule principal a 10 à 12 millimètres ; les pédicelles ont 3 à 5 millimètres. Le calice est sombre, et la corolle est rose foncé. Le calice, haut de 7 millimètres environ, est urcéolé inférieurement ; mais, plus rapidement que dans l'espèce précédente, il s'élargit vers le haut en formant plateau. Les quatre lobes corollaires sont ovales, de 15 millimètres sur 7, à base tronquée, à sommet aigu. Les filets plats des huit étamines ont 18 millimètres de longueur ; les anthères ont 4 millimètres. Les deux appendices antérieurs sont deux petits mamelons d'un demi-millimètre environ, plus nets que ceux du *Medinilla quadrangularis* ; l'éperon postérieur est grêle, de $1^{mm},5$ à peu près. Le style, à stigmate ponctiforme, est long de 26 millimètres.

Le *Medinilla basaltarum* est une espèce des bois à sol basaltique de la montagne d'Ambre, vers 800 mètres d'altitude. Il est épidendre sur les vieux troncs. Ses rameaux tétragones sont lisses, sans verrues lenticellaires. Les feuilles, tout à fait sessiles et coriaces, sont elliptiques ou ovales, largement insérées par leur base sur ces rameaux ; leur sommet est arrondi, parfois légèrement émarginé. La forme générale est un peu celle des feuilles du *Medinilla lophoclada* Bak., dont notre espèce cependant se distingue bien à plusieurs autres égards. Il y a cinq nervures, bien nettes sur la face inférieure. Les inflorescences, axillaires, sont des fascicules cymeux sessiles de fleurs roses nettement pédicellées (5 à 10 millimètres). Le calice, haut de 4 millimètres, est urcéolé, mais élargi vers sa partie supérieure, dont le bord est entier. Les quatre lobes corollaires sont oblongs ($7^{mm},5$ sur 3 millimètres), arrondis au sommet. Les huit étamines sont parfois un peu inégales ; les filets staminaux ont 5 millimètres et les anthères 4 millimètres. L'éperon postérieur, assez long et conique, a $1^{mm},5$; les filaments antérieurs ont la longueur que nous avons déjà dite. Le style a un centimètre.

Dans le *Medinilla glomerata*, épidendre des bois littoraux du Mananara, les tiges sont dressées ou étalées, longues de 1 mètre à $1^{m},50$, non rameuses, assez grosses, quadrangulaires, mais non ailées. Les racines sont tubéreuses, et les tubercules, arrondis et de grosseur uniforme, sont rapprochés en une grosse masse. Les feuilles ont un large pétiole, à peu près aussi long (3 à 4 millimètres) que large. Le limbe est coriace, rétréci aux deux extrémités, mais un peu arrondi à la base et simplement obtus au sommet ; à sec, son bord est d'un rouge assez vif. La nervure médiane n'est que légèrement plus grosse que les deux latérales, qui s'en détachent à 15 millimètres de la base ; les deux autres nervures, un peu plus fines, partent presque de cette base, qui est très large. Il peut encore y avoir deux très fines nervures marginales. Les fleurs, roses, sont sur le vieux bois, et sont par six à huit, en cymes axillaires ; le pédoncule commun est très court et très large (5 millimètres sur 2 millimètres) ; les pédicelles sont, au contraire, très longs et grêles (15 à 17 millimètres). L'anthère a 5 à 8 millimètres ; les deux filaments antérieurs dressés sont en alêne et égalent à peu près les trois quarts de la hauteur de cette anthère ; l'éperon postérieur est court, conique et aigu. Le style, qui d'ordinaire s'amincit vers le haut, est ici plutôt élargi.

V. — FEUILLES AU MOINS SEPTUPLINERVES.

Tout comme le *Medinilla campanulata*, par ses limbes parfois quintuplinerves, nous amenait au groupe précédent, les deux dernières espèces que nous venons de décrire, le *Medinilla cacuminum* et le *Medinilla glomerata* nous ont acheminés vers les *Medinilla* qui ont généralement sept nervures principales ou plus.

Et nous avons à citer comme tels :

Le MEDINILLA ERICARUM, dont le limbe, de 13 à 18 centimètres sur 5 à 9, est ordinairement à sept nervures;

Le MEDINILLA PACHYPHYLLA, dont le limbe, de 18 centimètres sur 13 à 14, a souvent neuf nervures.

Il est néanmoins toujours bien entendu que la distinction que nous admettons porte plutôt sur la fréquence que sur la constance du caractère distinctif, car les petites feuilles du *Medinilla ericarum* peuvent n'être que quintuplinerves, et les petites feuilles du *Medinilla pachyphylla* peuvent être septuplinerves.

Il n'y a donc point de délimitation absolue entre le *Medinilla ericarum* et, en particulier, les deux derniers *Medinilla* du groupe précédent, puisque nous n'attribuons respectivement aux uns et aux autres que le caractère qui semble leur être le plus ordinaire.

Le *Medinilla ericarum* croît, comme le *M. quartzitarum* et comme le *M. andrarangensis*, à 1 200 mètres d'altitude, sur les quartzites des cimes à bruyères, près des sources de l'Andraranga. Comme le *M. quartzitarum*, c'est un arbuste de 1 à 2 mètres, à rameaux quadrangulaires et à fleurs avec calice rouge et corolle rose. Mais la teinte rouge du calice est plus claire dans ce *Medinilla ericarum* que dans le *Medinilla quartzitarum*. En outre, puisque l'espèce se place ici, ses feuilles sont beaucoup plus grandes que dans cet autre *Medinilla* ; et nous venons de voir, en effet, qu'elles ont de 13 à 18 centimètres de longueur sur 5 à 9 centimètres de largeur. Elles diffèrent encore de celles de l'autre espèce en ce qu'elles sont sessiles, le pétiole n'étant jamais représenté que par l'élargissement basilaire de la nervure médiane. Le limbe est à sommet anguleux et obtus et à base un peu plus arrondie. Sur les plus grands, les deux premières nervures latérales naissent sur la nervure médiane à 5 centimètres de la base, et les deux nervures suivantes à 2 ou 3 centimètres plus bas. Les inflorescences sont des bouquets axillaires d'une quinzaine de fleurs, à pédoncule principal court (7 à 8 millimètres), mais à pédicelles grêles et longs (2 centimètres). Le calice est campanulé, haut de 5 à 6 millimètres, à bord entier. Les quatre lobes corollaires sont ovales-aigus, de 8 à 9 millimètres sur 4 à 5. Dans les étamines encore repliées le filet a 4 millimètres et l'anthère $4^{mm},5$. Les deux appendices antérieurs, dressés, égalent environ les trois quarts de la longueur de cette anthère ; l'éperon postérieur est long, étroit, subulé, de 2 millimètres. Le style (9 millimètres) est effilé. L'arbuste n'a pas de tubercules.

Au contraire est épidendre et tubéreux le *Medinilla pachyphylla* des bois de Masoala, à 500 mètres d'altitude. Les feuilles, très grandes et très épaisses, sont sessiles. Le limbe est ovale-arrondi, un peu tronqué à la base, arrondi ou très obtus au sommet. La base de la nervure médiane est excessivement forte ; les deux nervures latérales les plus rapprochées s'insèrent à $5^{cm},5$ de cette base, les deux suivantes à 3 centimètres, deux autres à $1^{cm},5$; les deux nervures marginales, qui sont à 6 millimètres du bord, sont tout à fait basilaires. Sur les petites feuilles, ces deux dernières nervures deviennent à peine perceptibles. Les fleurs, sur le vieux bois, sont en petits fascicules ombelliformes axillaires pluriflores ; le pédoncule principal a 1 centimètre et les pédicelles secondaires 5 millimètres. Dans la fleur en bouton, le calice est urcéolé, à bord entier, haut de 6 millimètres ; les lobes corollaires paraissent ovales-aigus. Les deux filets antérieurs de l'anthère sont dressés et à peu près égaux à la moitié de sa longueur ; l'éperon postérieur est cylindrique, aigu, relativement épais.

II

On a pu remarquer que la plupart des *Medinilla* que nous venons de décrire sont des plantes épidendres ; car, si nous mettons à part ces deux petites espèces crassulescentes qui sont le *Medinilla sedifolia* et le *Medinilla cordifera* et qui sont bien distinctes par leur port de tous nos autres *Medinilla*, nous ne trouvons comme arbustes terrestres que le *Medinilla uncidens*, le *Medinilla parvifolia*, le *Medinilla papillosa* var. *ramosissima*, le *Medinilla cymosa*, le *Medinilla torrentum*, le *Medinilla andrarangensis*, le *Medinilla quartzitarum* et le *Medinilla ericarum*, soit huit espèces sur 32. Et il est à noter que, sauf le *Medinilla uncidens*, qui croît sur le Vatovavy à 300 mètres seulement de hauteur, toutes ces espèces appartiennent aux grandes altitudes. Le *Medinilla andrarangensis*, le *Medinilla ericarum* et le *Medinilla quartzitarum* habitent, à 1 200 mètres, les cimes à bruyères des sources de l'Andraranga. Le *Medinilla torrentum*, dans le massif de l'Andringitra, est à 1 600 mètres. Sur le Tsaratanana ou au voisinage, le *Medinilla parvifolia* se rencontre à 1 700 mètres, le *Medinilla papillosa* var. *ramosissima* à 2 000 mètres, le *Medinilla cymosa* à 1 700 mètres.

De ces huit espèces, le *Medinilla uncidens*, du Vatovavy, est seul tubéreux.

Parmi nos vingt-quatre autres *Medinilla*, tous épidendres, quatorze portent des tubercules, qui sont d'ailleurs de forme, de grosseur et de position diverses.

Chez le *Medinilla macrophyma* des dunes du Bas-Namorona, c'est la souche même qui est une énorme masse tubéreuse irrégulière, de 50 à 60 centimètres de diamètre.

Dans le *Medinilla glomerata*, des bois littoraux du Mananara, de nombreux tubercules, arrondis et de grosseur uniforme, sont rapprochés en un faisceau.

Ces tubercules sont, au contraire, en chapelets dans le *Medinilla ascendens* des bois du Mananara, à 100 mètres d'altitude; ils sont espacés dans le *Medinilla tuberosa* du Bas-Namorona.

Dans le *Medinilla matitanensis*, des bois du Matitana, à 100 mètres d'altitude, ils sont arrondis et ont la grosseur moyenne d'une pomme de terre; dans le *Medinilla ovata*, des bois des environs de la baie d'Antongil vers 400 mètres, ce sont des racines charnues peu renflées.

Toutes les précédentes espèces sont d'altitudes basses ou moyennes, et il en est de même de ces autres espèces également tubéreuses qui sont le *Medinilla prostrata* des environs de la baie d'Antongil (500 mètres), le *Medinilla calcicrassa* des bois de Masoala (500 mètres), le *Medinilla longifila*, le *Medinilla masoalensis* et le *Medinilla pachyphylla* de la même région. Il n'en faudrait cependant pas conclure — comme on pourrait y être encore incité par ce que nous avons dit des espèces non épidendres — que la tubérisation est un caractère que présentent exclusivement ces *Medinilla* de faibles altitudes, car sont aussi tubéreux le *Medinilla rubrinervia* des bois d'Andasibé, à 1 400 mètres, le *Medinilla quadrangularis* du Tsaratanana, à 1 700 mètres, et le *Medinilla cacuminum* de ce même Tsaratanana, vers 2 000 mètres. Il est bien évident que cette tubérisation doit être moins en rapport avec l'altitude même qu'avec certaines conditions climatiques — et non de sol puisqu'il s'agit d'épiphytes — qui seront peut-être plus fréquentes à certaines altitudes qu'à d'autres, mais pourront néanmoins, en somme, être réalisées partout, à 2 000 mètres comme à 100 mètres.

Des dix *Medinilla* épidendres et non tubéreux, quatre ont été récoltés au-dessous de 500 mètres : le *Medinilla campanulata* des bois de Masoala (300 mètres), le *Medinilla flagellifera* et le *Medinilla triangularis* des bois du Mananara (200 mètres), le *Medinilla angustifolia* des bois de la baie d'Antongil (400 mètres). Le *Medinilla pendens* est, à 700 mètres, une espèce des bois du bassin du Matitana. Le *Medinilla ambrensis* et le *Medinilla basaltarum* croissent sur la montagne d'Ambre, vers 800 à 1 000 mètres ; et c'est à la même altitude de 1 000 mètres que l'un de nous a trouvé le *Medinilla vohipararensis* sur la falaise orientale, entre Vohiparara et Andranomafana. Le *Medinilla micrantha*, dans le massif d'Andringitra, croît à 1 200 mètres. Le *Medinilla andasibeensis*, dans le Haut-Onive, habite les cimes à bruyères, vers 1 400 mètres.

Un caractère auquel nous avons, avec quelque raison croyons-nous, attaché quelque importance, c'est la direction et la longueur plus ou moins grande des filaments staminaux antérieurs. Ces filaments peuvent être plus ou moins réduits, mais ne manquent dans aucun de nos *Medinilla*.

Ils sont pendants :

dans le *Medinilla quadrangularis*, où ils sont à peine indiqués ;

dans le *Medinilla cacuminum*, où ils sont un peu plus longs (un demi-millimètre); dans le *Medinilla pendens*, où ils ont environ 1 millimètre.

Ils sont arqués mais courts :

dans le *Medinilla torrentum* et le *Medinilla andasibeensis*, où ce sont deux petits crochets; dans le *Medinilla andrarangensis*, le *Medinilla prostrata*, le *Medinilla papillosa* var. *ramosissima*, le *Medinilla cymosa*, où ce sont comme deux petites cornes.

Ils sont plus longs que l'anthère et flagelliformes dans le *Medinilla longifila* et le *Medinilla flagellifera*.

Ils égalent environ du quart aux trois quarts de l'anthère, ou sont, au plus, égaux à cette anthère dans les autres espèces.

Au point de vue de la répartition géographique, il importe de noter que presque tous nos *Medinilla* appartiennent au versant oriental. Le *Medinilla ambrensis* et le *Medinilla basaltarum* sont des espèces de la montagne d'Ambre; et seules habitent nettement le versant occidental les espèces de la région du Tsaratanana qui sont le *Medinilla parvifolia*, le *Medinilla cymosa*, le *Medinilla papillosa* var. *ramosissima*, le *Medinilla quadrangularis* et le *Medinilla cacuminum*, qui se trouvent d'ailleurs tous là à de hautes altitudes, vers 1 700 à 2 000 mètres.

Nous avons bien, il est vrai, signalé antérieurement (1) en dehors de ces localités trois *Medinilla*, qui seraient le *Medinilla violacea*, le *Medinilla rubripes* et le *Medinilla macropoda*; mais divers caractères de ces trois espèces nous apparaissent aujourd'hui si distincts de ceux que présentent tous les *Medinilla* décrits dans cette étude qu'il y aura lieu, dans un prochain mémoire sur d'autres Mélastomacées malgaches, de distraire ces trois plantes — dont nous ne connaissons malheureusement pas les fruits — du genre *Medinilla*. Ce ne sont, au reste, exactement ni des *Gravesia* ni des *Veprecella*, puisque leurs fleurs sont tétramères; nous serons vraisemblablement amenés soit à créer un nouveau genre, soit à modifier, en l'étendant, le genre *Veprecella* actuel, au cas, du moins, où nous ne ferons pas rentrer, avec Baillon, les *Veprecella* parmi les *Gravesia*.

---

(1) H. Jumelle et H. Perrier de la Bâthie : *Mélastomacées du Nord-Ouest de Madagascar* (Annales des Sciences naturelles, 1911).

RECHERCHES ANATOMIQUES
SUR LES
MEDINILLA DE MADAGASCAR

Par H. JACOB DE CORDEMOY

Le genre *Medinilla*, d'après la classification proposée par M. Van Tieghem et que nous avons adoptée dans un premier travail sur les Mélastomacées (1), appartient à la série des Dissochétées, de la sous-tribu des Myélodesmes. Ce dernier groupe est caractérisé, on le sait, par l'absence, dans la tige, de méristèles corticales et la présence de faisceaux surnuméraires, criblés ou cribro-vasculaires, dans la moelle.

Les méristèles corticales manquent, en effet, constamment dans la tige des *Medinilla*. Mais pour ce qui est des faisceaux médullaires, nous devons dire dès ici que si leur présence, en nombre d'ailleurs très variable, est la règle, celle-ci comporte de nombreuses exceptions que nous avons soigneusement recherchées et indiquées. Aussi est-ce là un caractère qui, contrairement à ce qu'a établi M. Van Tieghem pour les autres Dissochétées (2), n'a qu'une valeur relative pour distinguer les *Medinilla*, au point de vue de leur organisation anatomique, et fixer leur place dans la classification.

Cette conclusion, d'ordre général, résulte de l'étude de trente-quatre espèces de *Medinilla* habitant des stations d'altitude variée et dont le mode de vie diffère aussi.

Ces *Medinilla* ont été récoltés, en effet, pour la plupart, sur le versant oriental de Madagascar, depuis les dunes et les bois du littoral jusqu'aux cimes à bruyères ou à lichens de 2000 mètres; les uns sont terrestres, les autres, plus nombreux, sont épiphytes.

---

(1) H. Jacob de Cordemoy. *Recherches anatomiques sur les Mélastomacées du nord-ouest de Madagascar* (Ann. sc. nat. Bot., 9^e série, t. XIV, p. 281).

(2) Ph. Van Tieghem. *Sur la structure et les affinités des Memécylées* (Ann. sc. nat. Bot., 7^e série, t. XIII, p. 6).

Cependant il n'y a, comme on le verra, aucune corrélation entre cette diversité des conditions biologiques et de milieu et les variations observées dans le système des faisceaux surnuméraires de la moelle. Du reste, la structure anatomique des *Medinilla* nous a semblé généralement peu influencée par le mode de vie ou l'action des conditions extérieures; car, dans cet ordre de faits, nous possédions, pour guider nos interprétations, les données précises recueillies par M. Perrier de la Bâthie et que nous avait transmises M. Jumelle, en même temps que les plantes elles-mêmes, presque toutes nouvelles pour la flore malgache. Ces botanistes les décrivent du reste en collaboration dans ce même Recueil.

La structure de l'appareil végétatif de ces *Medinilla* offre donc bien des particularités et des variations, mais qui ne nous paraissent pas néanmoins le plus souvent correspondre à la diversité des stations et à la différence des modes de vie chez ces plantes. Il suffira, pour s'en convaincre, de comparer les descriptions de ces espèces, que nous avons rangées dans deux séries, la seconde comprenant deux sections.

I. — Les espèces terrestres rencontrées, pour la plupart, à de hautes altitudes.

II. — Les espèces épidendres, qui comprennent :

a. Les espèces épidendres pourvues de tubercules, appartenant pour la plupart à une zone d'altitude moyenne. Les tubercules qu'elles portent sont presque toujours uniquement des racines tubérisées plus ou moins volumineuses.

b. Les espèces épidendres dépourvues de tubercules, trouvées en général dans la même zone et les mêmes localités que les précédentes, ce qui rend difficilement explicable l'importante différence morphologique constituée par l'absence de toute tubérisation. Cette tubérisation ne peut être dès lors considérée, d'une manière absolue, comme un fait d'adaptation à la vie épiphyte.

Dans tous ces groupes, nous avons étudié aussi complètement que possible la tige et la feuille. En outre, chez trois des espèces de la première section de la série des épidendres, les racines tubérisées ont été l'objet d'une étude détaillée; et nos recherches à cet égard nous paraissent devoir combler une lacune dans l'histoire de l'organisation des Mélastomacées, car de tels tubercules chez les plantes de cette famille n'ont jamais été décrits, comme nous l'avons fait, au triple point de vue de eur morphologie et de leur structure, de leur contenu, c'est-à-dire de la nature des substances de réserve qu'elles renferment, et aussi de leur mode de tubérisation.

I. — ESPÈCES TERRESTRES

Dans ce groupe entrent dix espèces dont nous allons décrire successivement la tige et la feuille.

TIGE.

Considérons d'abord, au point de vue de la structure caulinaire, sept arbustes poussant à des altitudes élevées, variant entre 1 200 et 2 000 mètres. Ce sont : *Medinilla quartzitarum*, *M. ericarum*, *M. torrentum*, *M. cymosa*, *M. andrarangensis*, *M. parvifolia* Baker, *M. papillosa* Baker var. *ramosissima*.

Le *M. quartzitarum*, arbuste de 1-2 mètres, des cimes à bruyères dont l'altitude est de 1 200 mètres, a une tige tétragone. Celle-ci, au niveau du quatrième entre-nœud qui a été étudié, est à section carrée, avec des angles saillants. Le périderme qui la protège extérieurement est donc sous-épidermique ou exodermique, comme dans toutes les espèces du genre, avec un liège à cellules subéreuses minces, aplaties.

L'écorce offre, disséminées dans son parenchyme, des macles sphériques d'oxalate de calcium et des cellules scléreuses, pierreuses, isolées ou par petits groupes. L'endoderme, à cellules plates, ne présente pas de cadres subérisés distincts.

Comme le péricycle est lui-même difficile à différencier du parenchyme libérien sous-jacent, ainsi qu'on le constate dans tous les *Medinilla*, il en résulte que la limite extérieure de la stèle est imprécise. Cependant l'anneau libéro-ligneux apparaît nettement sous forme d'un quadrilatère, à angles arrondis. La zone libérienne, d'épaisseur assez uniforme dans toute son étendue, renferme à la fois de nombreuses fibres incomplètement sclérifiées et beaucoup de macles cristallines. Au bord interne de la couche ligneuse secondaire, à nombreux vaisseaux étroits, on distingue assez bien, le long de chacun de deux côtés opposés du quadrilatère, cinq faisceaux ligneux primaires, au niveau desquels la zone criblée périmédullaire, constante chez les *Medinilla*, forme autant de masses triangulaires, proéminant comme des coins dans la moelle. Cependant, dans l'entre-nœud que nous examinons, cette zone criblée périmédullaire est continue, c'est-à-dire qu'elle n'est pas localisée en face des faisceaux de bois primaire, mais s'étend, en une bande étroite et régulière en dedans du bois secondaire, dans les espaces interfasciculaires ; les îlots ou fascicules criblés occupent partout son bord interne.

On peut noter dès ici un fait sur lequel nous nous proposons d'insister plus loin, après en avoir constaté d'autres exemples encore, c'est que dans les masses proéminentes de la zone périmédullaire, qui correspondent aux pointes de bois primaire, il ne se différencie pas seulement des tubes criblés, réunis en fascicules distincts, comme il a été dit ; il s'y forme, en outre, des vaisseaux spiralés ou annelés, tout à fait indépendants des éléments vasculaires du bois normal, qui se groupent aussi parfois en fascicules et sont identiques à ceux que l'on observe comme éléments constituants des faisceaux cribro-vasculaires médullaires. De plus, la zone périmédullaire offre çà et là quelques fibres analogues à celles du liber ; mais elle est dépourvue de macles cristallines.

La moelle, en grande partie parenchymateuse, avec çà et là quelques cellules scléreuses, moins pierreuses toutefois que celles de l'écorce, contient dans sa région centrale un groupe de quatre faisceaux cribro-vasculaires, formés chacun de deux ou trois petits vaisseaux spiralés ou annelés, réunis au centre et entourés d'un abondant tissu criblé.

De la tige de *M. quartzitarum* doit être rapprochée celle de *M. ericarum*, qui est aussi un arbuste de 1-2 mètres, vivant également sur les cimes à bruyères, à la même altitude de 1 200 mètres. Cette tige de *M. ericarum* est encore tétragone, à section carrée, avec les angles très saillants. Ses caractères anatomiques peuvent être rapidement résumés de manière à montrer les analogies et les différences avec l'espèce précédente : liège exodermique, mais avec sclérification des deux ou trois premières assises subéreuses ; écorce collenchymatoïde, maclifère, avec çà et là des nodules de cellules scléreuses, à membrane épaisse, canaliculée ; endoderme à cadres subérisés peu différenciés ; anneau libéro-ligneux quadrilatère, dont deux côtés opposés offrent chacun à son bord interne cinq faisceaux de bois primaire, auxquels correspondent autant de masses proéminentes formées par la zone criblée périmédullaire, d'ailleurs continue, avec fascicules criblés le long de son bord interne. Ici encore, dans les masses saillantes périmédullaires qui correspondent aux faisceaux ligneux médians des deux groupes opposés, se différencient, outre les éléments criblés, des vaisseaux spiralés et annelés. Ces vaisseaux, indépendants du bois primaire extérieur, et associés au tissu criblé périmédullaire, forment avec lui les faisceaux cribro-vasculaires qui pénètrent dans la moelle de l'entre-nœud, dont ils parcourent verticalement la région centrale, en se fusionnant toutefois en un gros cordon cribro-vasculaire composé de vaisseaux groupés au centre et de tissu criblé périphérique. En dehors de ce faisceau surnuméraire, la moelle renferme de grosses macles cristallines et des nodules scléreux semblables à ceux de l'écorce.

Une troisième espèce va nous offrir, dans sa tige, au point de vue des relations entre la zone périmédullaire et les faisceaux cribro-vasculaires de la moelle, des faits intéressants : c'est le *M. torrentum*, petit arbuste de 3-5 mètres, rencontré sur le gneiss à 1200 mètres d'altitude. Sur les sections faites dans le second entre-nœud (fig. 1), cette tige est encore quadrilatère, avec deux petits côtés opposés convexes et deux grands côtés légèrement déprimés. Sous un épiderme à cuticule lisse (*e*), se trouve un liège (*s*) à huit assises subéreuses aplaties. L'écorce collenchymatoïde (*c*), où sont disséminées des macles cristallines et des cellules scléreuses isolées ou groupées (*nc*) à membrane plus ou moins épaisse et canaliculée, se termine par un endoderme assez net, soit parce que ses cellules ont leurs cadres subérisés distincts, soit parce qu'un certain nombre de ses éléments sont sclérifiés et jalonnent sa position.

La stèle est elliptique, ainsi que l'anneau libéro-ligneux secondaire. Le liber renferme des macles sphériques et des fibres épaisses. Aux deux extrémités de l'anneau ligneux elliptique, on distingue assez bien les pointes de bois primaire (*fp*) des cinq faisceaux libéro-ligneux destinés à chacune des deux feuilles opposées insérées au nœud immédiatement supérieur. En correspondance avec ces faisceaux, dont ceux latéralement situés sont souvent fusionnés, ainsi que l'indique la figure, la zone criblée périmédullaire forme, comme d'ordinaire, autant de masses proéminentes ; mais, parmi ces dernières, celles qui correspondent aux deux faisceaux médians des deux groupes fasciculaires, et qui se trouvent par conséquent situées dans le grand axe de l'ellipse, sont très saillantes et forment comme deux lames assez profondément enfoncées à l'intérieur de la moelle. Il n'y a aucun faisceau surnuméraire au centre même de la moelle ; mais à sa périphérie et au voisinage immédiat des coins saillants de la zone périmédullaire on distingue trois ou quatre petits fascicules criblés (*t*). Cette moelle renferme en outre de grosses macles sphériques, et, de part et d'autre des lames criblées, des nodules scléreux (*nm*) à cellules épaissies en anneau, avec large lumen.

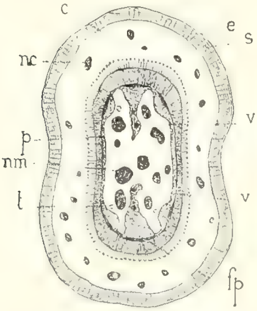


Fig. 1. — Coupe transversale schématique du second entre-nœud de la tige de *M. torrentum*. — *e*, épiderme ; *s*, liège ; *c*, écorce ; *nc*, nodules scléreux corticaux ; *fp*, faisceaux ligneux primaires ; *p*, zone périmédullaire ; *v*, masses cribro-vasculaires et périmédullaires médianes ; *t*, fascicules criblés médullaires ; *nm*, nodules scléreux médullaires.

Telle est la structure généralement réalisée dans le second entre-nœud. Sur des sections pratiquées tant dans le second que dans le troisième entre-nœud, on peut toutefois constater une modification intéressante de ces dispositions. Tout d'abord se sont différenciés, dans la zone criblée périmédullaire correspondant au bois primaire des faisceaux foliaires médians, des fibres et des vaisseaux spiralés ou annelés (*v*), qui forment de petits groupes très distincts à l'intérieur des deux lames de tissu périmédullaire qui, nous l'avons dit, proéminent fortement dans la moelle. Ces vaisseaux (*v*), par suite de leur situation éloignée du bois primaire, en sont ici nettement indépendants ; ils se sont évidemment différenciés aux dépens des éléments conjonctifs de la zone périmédullaire. Puis, entre ces groupes vasculaires, les lames se divisent, se fragmentent; ces fragments, plus ou moins éloignés les uns des autres, séparés qu'ils sont par de larges cellules de parenchyme, gagnent le centre de la moelle, mais en restant échelonnés le long du grand axe de l'ellipse. Ce sont autant de faisceaux médullaires détachés de la zone périmédullaire. Comme les groupes vasculaires différenciés dans les lames proéminentes de cette dernière zone sont peu nombreux, tous les faisceaux médullaires, résultant de ce mode de formation, ne sont pas cribro-vasculaires; quelques-uns ne comprennent aucun vaisseau et sont exclusivement criblés. Quant aux petits fascicules voisins, qui correspondent aux faisceaux ligneux latéraux, ils sont simplement criblés. Tous ces faisceaux criblés ou cribro-vasculaires sont toujours séparés par de larges nodules scléreux à cellules annulaires canaliculées.

Des caractères analogues se constatent dans la tige de *M. andrarangensis*, arbuste de 1-2 mètres, rencontré sur des quartzites à 1 200 mètres d'altitude. Étudiée dans le premier et le second entre-nœud, cette tige offre, jusqu'au bois inclusivement, à peu près la même structure que celle de *M. torrentum*; elle est quadrangulaire, son liège est périphérique, à éléments subéreux aplatis. Dans l'écorce sont disséminés des macles sphériques et des nodules scléreux. L'endoderme est toujours à cadres subérisés, mais peu distincts. L'anneau libéroligneux est elliptique; le liber renferme des fibres et des cellules maclifères. Aux deux extrémités de l'ellipse que figure la couche ligneuse, et à son bord interne, on distingue assez nettement les pointes de bois primaire des cinq faisceaux foliaires, en face desquels la zone criblée périmédullaire forme autant de masses proéminentes dans la moelle; mais dans celles-ci ne s'est différencié aucun vaisseau. D'ailleurs, cette moelle, qui renferme des nodules scléreux et des macles cristallines, comme l'écorce, est dépourvue de tout faisceau médullaire.

Dans ses deux premiers entre-nœuds, la tige de *M. andrarangensis* est donc adesme. Mais dans le troisième entre-nœud cette structure se modifie quelque peu. Cette tige est alors presque arrondie; la stèle a l'aspect d'une ellipse large. Aux deux faisceaux médians occupant les deux extrémités du grand axe de l'ellipse formée par l'anneau ligneux, correspondent deux saillies proéminentes de la zone criblée périmédullaire. Vers les bords de ces saillies se sont différenciés, à côté de fascicules criblés, quelques vaisseaux; puis, en dehors d'eux, comme dans l'espèce précédente, la séparation d'avec le reste de la zone périmédullaire s'est faite, et ainsi se sont constitués deux petits faisceaux cribro-vasculaires qui ne s'éloignent jamais beaucoup de la zone périmédullaire, cheminant toujours à la périphérie de la moelle, en face des deux faisceaux foliaires médians. Ce sont constamment les seuls faisceaux médullaires que l'on observe dans la tige de *M. andrarangensis*.

Dans le *M. cymosa*, arbuste de 1-2 mètres, à feuilles persistantes, rencontré dans les bois de Tsaratanana, à 1700 mètres d'altitude, la tige, toujours quadrangulaire au niveau des deux premiers entre-nœuds, offre dans sa stèle deux groupes de cinq faisceaux situés le long de deux côtés opposés du quadrilatère libéro-ligneux, dont la couche libérienne est maclifère, mais dépourvue de fibres.

La zone criblée périmédullaire est continue tout le long du bord interne du quadrilatère libéro-ligneux, et, comme toujours, fait saillie dans la moelle au niveau du bois primaire des faisceaux; mais il est à remarquer que ces saillies sont plus marquées au niveau des trois faisceaux médians de chacun des groupes. D'autre part, au centre de la moelle, maclifère et parsemée de nodules scléreux, on n'observe qu'un seul très petit faisceau cribro-vasculaire.

Le *M. parvifolia* est, comme le précédent, un arbuste de 1-2 mètres, à feuilles persistantes, rencontré dans les bois de Tsaratanana à 1 700 mètres. La tige, étudiée au niveau du quatrième entre-nœud, est arrondie; l'anneau libéro-ligneux, très épais, enveloppe une moelle très étroite, circonscrite par une zone périmédullaire continue, mais de faible largeur. La moelle présente deux ou trois nodules scléreux, mais on n'y voit aucun faisceau : elle est donc adesme.

Le *M. papillosa* Baker var. *ramosissima*, arbuste de 2-3 mètres, très rameux, habitant les cimes à lichens, à 2 000 mètres d'altitude, a une tige également adesme. Étudiée dans les entre-nœuds successifs jusqu'au quatrième, cette tige est d'abord quadrangulaire, avec sur les sections deux bords convexes et deux bords légèrement déprimés, par suite des sillons opposés dont sont creusés ces entre-nœuds ; puis, dès le troisième entre-nœud, elle prend une forme elliptique et tend à s'arrondir. Elle est protégée d'abord par un épiderme à cuticule finement striée, puis par un liège à larges éléments rectangulaires dont la membrane interne est épaissie en arc. D'autre part, au bord interne de l'anneau libéro-ligneux, la zone criblée périmédullaire s'étend d'une manière continue, en faisant comme toujours une large saillie en coin dans la moelle, au niveau de chacun des deux groupes de faisceaux foliaires, probablement au nombre de trois, mais plus ou moins complètement fusionnés entre eux ; les deux groupes fasciculaires occupent, suivant l'entre-nœud considéré, soit les deux petits côtés opposés du quadrilatère libéro-ligneux, soit les deux extrémités de l'ellipse. Quant à la moelle, elle renferme des nodules scléreux, mais aucun faisceau médullaire.

Voici maintenant une espèce récoltée à l'altitude beaucoup plus basse de 300 mètres : c'est le *M. uncidens*, arbuste de 1-2 mètres, très rameux, vivant sur les rochers, et pourvu d'une souche tubéreuse. Nous ne possédions, pour l'étude, que les rameaux. Ceux-ci, dans les entre-nœuds supérieurs, ont constamment des sections elliptiques et non pas quadrangulaires, comme pour les espèces précédentes, des hautes altitudes. Remarquons également que, dans les premier et second entre-nœuds, l'écorce, protégée extérieurement par un liège superficiel probablement sous-épidermique, renferme, comme ailleurs, des macles cristallines et des cellules scléreuses à parois très épaisses, canaliculées, isolés ou groupées, mais se termine par un endoderme relativement distinct, à cellules rectangulaires, avec cadres subérisés. L'anneau libéro-ligneux est elliptique ; la couche libérienne est riche en macles cristallines et en fibres. En dedans de l'anneau ligneux elliptique, la zone périmédullaire est continue et proémine dans la moelle en face du bois primaire des faisceaux qui, en deux groupes de cinq, sont situés aux deux extrémités de l'ellipse. Au niveau des coins saillants qui correspondent aux faisceaux libéro-ligneux, la zone périmédullaire différencie à la fois des fascicules criblés qui occupent son bord interne et des vaisseaux qui, par leur diamètre relativement large et leur membrane faiblement lignifiée, se distinguent des fibres disséminées, comme le sont aussi les macles cristallines, dans le parenchyme périmédullaire. Vers le centre de la moelle, qui renferme quelques gros nodules scléreux semblables à ceux de l'écorce, il existe tantôt quatre ou cinq faisceaux cribro-vasculaires distincts, tantôt un seul gros faisceau cribro-vasculaire central et résultant très vraisemblablement de la fusion des précédents. La partie criblée de ces faisceaux contient des macles et des fibres qui ne diffèrent en rien de celles de la zone périmédullaire dont ces faisceaux médullaires sont issus.

Ces mêmes caractères généraux se retrouvent dans les entre-nœuds inférieurs de plus en plus arrondis, où cependant l'anneau libéro-ligneux s'épaissit, en même temps que la moelle devient plus étroite ; mais celle-ci présente constamment, en son centre, au moins un faisceau cribro-vasculaire.

Enfin les deux dernières espèces très voisines qu'il nous reste à citer dans ce groupe, *M. sedifolia* et *M. cordifera*, sont deux petites plantes qui ne tubérisent ni leur tige, ni leur racine. La tige, qui paraît être rampante, porte à chacun des nœuds (fig. 2) : 1° deux feuilles, brièvement pétiolées, à limbe charnu, dont la forme est le seul caractère permettant de distinguer les deux espèces ; 2° deux racines adventives garnies de radicelles.

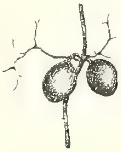


Fig. 2. — Rameau de *M. sedifolia*, avec un nœud où sont insérées deux feuilles charnues et deux racines adventives.

A la base de la tige, les nœuds, plus renflés, sont dépourvus de feuilles, mais portent des rameaux grêles, en même temps que les racines latérales.

Nous avons pu faire une étude très complète de la tige de *M. sedifolia*. Dans ses entre-nœuds successifs, du sommet à la base, cette tige offre une structure fort simple, en somme, et normale puisque, si la zone criblée périmédullaire est partout bien différenciée, la moelle reste constamment dépourvue de tout faisceau médullaire. Pourtant il est des particularités sur lesquelles il nous paraît intéressant d'insister.

La structure des trois premiers entre-nœuds supérieurs est à peu près la même et peut être résumée de la façon suivante (fig. 3 et 4). Le périderme est sous-épidermique et est formé d'un liège abondant à cellules larges, rectangulaires, dont beaucoup ont leur membrane interne épaissie en arc sclérifié (fig. 4, *s*). Par contre, l'écorce sous-jacente (*c*) est d'épaisseur très réduite, constituée par quatre ou cinq assises de cellules; elle est collenchymateuse dans sa moitié externe et collenchymatoïde dans sa partie profonde. Beaucoup de ces cellules corticales sont maclifères, d'autres sont scléreuses. L'endoderme est toujours bien distinct, soit par ses cellules rectangulaires à cadres subérisés, soit par la sclérification totale de la membrane de bon nombre de ses éléments (fig. 6, *e*).

L'anneau libéro-ligneux est régulièrement ovale ou arrondi (fig. 3). La zone libérienne, très réduite, ne renferme ni fibres ni cristaux. La couche ligneuse (*b*) est environ deux fois plus épaisse que le liber (*l*); très peu vasculaire, elle est surtout fibreuse. Ces fibres sont de deux sortes : les unes ont leur membrane épaisse, entièrement lignifiée; les autres ont leur membrane composée de deux parties, une partie externe lignifiée, et une partie interne, tertiaire, restée cellulosique. En d'autres termes, dans ces dernières fibres, la paroi externe lignifiée, limitante, a sa face interne revêtue d'une lame cellulosique. Les fibres de cette seconde sorte — reconnaissables à leur coloration vert rougeâtre dans les préparations doublement colorées par le rouge Congo et le vert d'iode — forment dans le bois secondaire des couches plus ou moins étendues, séparées par des masses de fibres à sclérification totale.

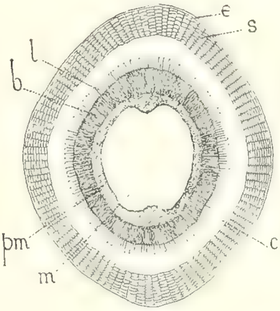


Fig. 3. — Schéma de la coupe transversale de la tige de *M. sedifolia* — *e*, épiderme; *s*, liège; *c*, écorce; *l*, liber; *b*, bois; *pm*, zone criblée périmédullaire; *m*, moelle.

Tout le long du bord interne de l'anneau ligneux, la zone criblée périmédullaire (*pm*) s'étend d'une manière continue, avec deux parties plus larges, légèrement saillantes dans la moelle (*m*), situées en deux points diamétralement opposés et qui correspondent à deux groupes de trois faisceaux destinés à chacune des deux feuilles insérées au nœud immédiatement supérieur. Tous les fascicules criblés occupent nettement le bord interne de la zone périmédullaire (fig. 6, *t*).

La moelle parenchymateuse, adesme, est maclifère.

Notons que l'écorce et la moelle renferment de l'amidon et du tanin. Les cellules corticales et médullaires renferment pour la plupart à la fois du tanin et de l'amidon ; les grains d'amidon sont alors localisés dans le protoplasma pariétal tout le long de la paroi interne de la cellule dont le centre est, au contraire, occupé par une grosse vacuole tannifère. De plus, les cellules à tanin abondent dans tout le parenchyme libérien et périmédullaire.

A la base de cette tige de *M. sedifolia*, les racines adventives insérées aux nœuds deviennent plus longues, en même temps que les entre-nœuds deviennent plus courts. Des sections faites dans ces entre-nœuds basilaires montrent des faits dignes d'être relatés (fig. 5 et 6). A ce niveau, la tige, dont le diamètre est de 2 millimètres environ, est protégée par un liège épais (*s*), en voie d'exfoliation périphérique, mais ayant mêmes caractères que plus haut. L'écorce sous-jacente (*c*) est toujours réduite, et son parenchyme, au milieu duquel sont seulement quelques cellules scléreuses isolées, est surtout remarquable par le contenu de ses éléments; ceux-ci sont les uns oxalifères, les autres remplis entièrement d'un tanin à aspect granuleux, tandis que d'autres encore contiennent à la fois de l'amidon en couche pariétale et une grosse vacuole tannifère centrale.

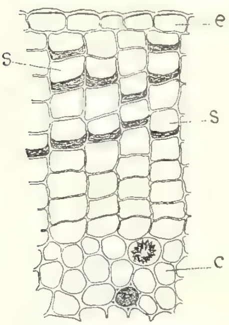


Fig. 4. — Périderme de la tige de *M. sedifolia*. — *e*, épiderme ; *s*, cellules subéreuses à arcs internes épaissis et sclérifiés ; *c*, écorce avec une cellule maclifère et une cellule scléreuse.

L'endoderme (fig. 6, *e*) est constitué presque exclusivement par des cellules sclérifiées, mais dissociées.

Mais les particularités les plus notables se trouvent dans l'anneau libéro-ligneux. Le liber (*l*) est maclifère et pourvu de quelques fibres. La couche ligneuse (*b*) présente deux parties de nature et de constitution bien différentes : une partie interne, sorte d'anneau lignifié étroit (fig. 6, *b*), formé, comme le bois des entre-nœuds supérieurs, par de rares vaisseaux et des fibres de deux types, à sclérification totale ou partielle; et une partie externe, d'épaisseur inégale, mais représentant sur l'une des faces de la tige, qui est dorsiventrale à sa base, les trois quarts de l'épaisseur totale de la couche ligneuse ; elle est constituée par des files radiales de larges vaisseaux (*v*) à section polygonale, entre lesquelles est interposé un parenchyme ligneux (*p*) dont les membranes sont restées minces et cellulosiques, de même que celles des rayons secondaires. Cependant ce parenchyme ligneux mou est traversé par des bandes fibreuses allongées tangentiellement et concentriquement, et fréquemment anastomosées (fig. 5, *b*). D'ailleurs tout ce parenchyme ligneux, ainsi que les rayons secondaires, tant ceux du bois que ceux du liber, sont remplis de tanin. D'autre part le parenchyme libérien, de même que la partie parenchymateuse, c'est-à-dire externe, de la zone périmédullaire (*pm*) sont tannifères. Les cellules de la moelle (*m*), plus étroite et toujours adesme, sont, comme dans les entre-nœuds supérieurs, remplies à la fois d'amidon et de tanin.

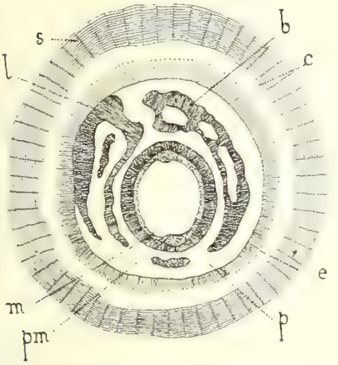


Fig. 5. — Coupe transversale schématique de la base de la tige de *M. sedifolia*. — *s*, liège ; *c*, écorce ; *e*, endoderme ; *l*, liber ; *b*, partie sclérifiée de la couche ligneuse secondaire ; *p*, parenchyme ligneux secondaire resté mou et tannifère ; *pm*, zone périmédullaire.

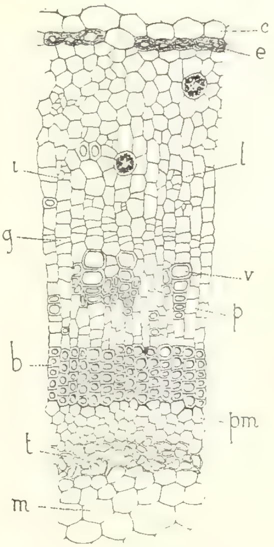


Fig. 6. — Section transversale de la base de la tige de *M. sedifolia* (secteur de la coupe précédente représentée schématiquement). — *c*, écorce ; *e*, endoderme ; *l*, liber avec îlots criblés (*i*) ; *g*, zone génératrice ; *v*, vaisseaux et *p* parenchyme ligneux mou et tannifère du bois secondaire ; *b*, anneau sclérifié interne du bois secondaire ; *pm*, zone périmédullaire avec son tissu criblé interne (*t*) ; *m*, moelle.

Ainsi donc, sans se tubériser, la base de cette tige de *Medi-*

nilla sedifolia différencie son parenchyme ligneux en un tissu de réserve, où le tanin prend bien les caractères d'une substance mise en réserve par la plante, comme l'amidon auquel il est parfois associé, ainsi que nous aurons l'occasion de le constater encore bientôt dans les racines tubérisées de certaines espèces épidendres.

FEUILLE.

Pour les espèces à feuilles pétiolées, nous avons étudié le pétiole et le limbe. Mais c'est toujours la structure du limbe qui, dans toutes les espèces, mérite de retenir l'attention et d'être décrite avec le plus grand soin.

Le pétiole a, en effet, dans la plupart des *Medinilla* une structure simple, dont les caractères peuvent être résumés brièvement.

L'épiderme est toujours glabre, comme celui de la tige. Le parenchyme fondamental, toujours différencié en collenchyme à sa périphérie, parfois plus ou moins collenchymatoïde dans toute son étendue, renferme, comme l'écorce de la tige, des macles cristallines, des cellules scléreuses isolées ou groupées, ou encore des nodules scléreux, parfois même du tanin (*M. sedifolia* et *M. cordifera*). Dans ce parenchyme sont disposées, en un arc simple, ouvert en haut, trois (*M. sedifolia*, *M. cordifera*) ou cinq méristèles (*M. torrentum*...), que la feuille reçoit de la tige et qui sont destinées à ses nervures principales. Les faisceaux libéro-ligneux de ces méristèles sont tous pourvus de tissu criblé péridesmique supraligneux, provenant de la zone périmédullaire de la tige. Il n'existe dans la feuille d'aucun de ces *Medinilla* de faisceaux péridesmiques homologues des faisceaux médullaires de la tige.

Pour ce qui est de la structure du limbe proprement dit, on peut, afin de ne pas allonger démesurément les descriptions et d'éviter les redites, en fixer tout d'abord le type général, en quelque sorte applicable à toutes les plantes du groupe, et indiquer ensuite les caractères particuliers et propres aux diverses espèces.

Les deux épidermes sont toujours glabres, et l'épiderme inférieur seul est stomatifère. Mais ce qui caractérise essentiellement le limbe de tous ces *Medinilla* (fig. 21, p. 116), c'est la présence constante d'un exoderme ou tissu aquifère toujours bien développé, qui s'étend sous l'épiderme supérieur et se retrouve dans les différentes nervures principales, où il se réduit toutefois de plus en plus de la nervure médiane aux nervures marginales, en diminuant les dimensions de ces cellules. Cet exoderme occupe généralement la moitié ou les deux tiers de l'épaisseur du limbe. Sous le tissu aquifère, d'origine épidermique, s'étend le mésophylle avec ses deux parties constituantes. L'assise palissadique, à éléments plus ou moins allongés perpendiculairement au limbe, est le plus souvent simple, rarement cloisonnée transversalement; elle se retrouve aussi souvent dans la nervure médiane, mais sous forme réduite. Le parenchyme lacuneux renferme, dans la plupart des cas, des sclérites épaisses et ramifiées ; il offre, en outre, de même que la palissade, des cellules maclifères.

Outre la présence d'un exoderme réduit et d'une palissade plus ou moins différenciée, la nervure principale médiane a des caractères partout les mêmes et qui peuvent être résumés succinctement. La méristèle qui la parcourt a son faisceau libéro-ligneux recourbé en arc et toujours muni de tissu criblé péridesmique supraligneux. Cette méristèle principale est le plus souvent surmontée de ramifications, parfois à faisceau concentrique avec bois central, et destinées aux nervures secondaires. Le parenchyme de la nervure, comme celui du pétiole, est collenchymateux à sa périphérie ou collenchymatoïde dans toute son étendue ; de nombreuses macles cristallines et des cellules scléreuses isolées ou groupées y sont disséminées.

Pour ce qui est du limbe lui-même, nous étudierons tout d'abord sa structure dans les espèces des hautes altitudes. Chez le *M. ericarum* on trouve, sous un épiderme supérieur à cuticule épaisse et lisse, un tissu aquifère occupant un peu plus de la moitié de l'épaisseur du limbe et composé de six assises de cellules dont les dimensions augmentent assez régulièrement de l'épiderme vers la profondeur ; les trois premières assises ont leurs éléments rectangulaires, très aplatis, à membrane cellulosique épaisse; et l'épaisseur de cette membrane s'accroît ensuite graduellement jusqu'à la sixième assise dont les larges cellules ont fréquemment une membrane fortement sclérifiée, à ponctuations canaliculées, parfois même pourvue de prolongements courts, ce qui donne à ces éléments, sur les sections, un contour sinueux, irrégulier.

L'assise palissadique simple est formée de cellules trois ou quatre fois plus hautes que larges, dont beaucoup ont épaissi et lignifié leur membrane en prenant parfois un contour assez irrégulier. Ce sont là des sclérites différenciées aux dépens des éléments de la palissade. Le tissu lacuneux, formé de cellules rameuses à membrane cellulosique épaisse, présente également de loin en loin, dans sa partie moyenne, des sclérites allongées et ramifiées horizontalement.

Les cristaux d'oxalate de calcium sont nombreux dans tout le limbe. On observe d'abord des amas de cristaux prismatiques dans un certain nombre de cellules du tissu aquifère. De plus, il existe, à la limite de la palissade et du tissu lacuneux, de grandes cellules arrondies contenant chacune une grosse macle cristalline sphérique, et enfin de nombreux cristaux semblables dans tout le tissu lacuneux, notamment dans sa partie inférieure, où ils forment une rangée horizontale régulière.

Du *M. ericarum*, il faut, au point de vue de la structure du limbe, rapprocher le *M. papillosa* var. *ramosissima*. Dans cette variété de l'espèce de Baker, on trouve, sous l'épiderme supérieur à cuticule très épaisse et striée, un tissu aquifère qui occupe toujours au moins la moitié ou les deux tiers de l'épaisseur du limbe et comprend encore cinq ou parfois six rangées de cellules, par suite du cloisonnement transversal de certains éléments de l'une des quatre premières assises, plus rarement de la cinquième. Comme dans la précédente espèce, les quatre ou cinq premières assises de cet exoderme, depuis l'épiderme, ont leurs cellules rectangulaires aplaties, ou polygonales, à membrane cellulosique épaisse ou faiblement lignifiée. La dernière rangée profonde a ses éléments très larges, souvent à contour irrégulier; parmi ceux-ci, les uns épaississent leur membrane, qui demeure à l'état cellulosique, tandis que les autres ont des parois sclérifiées et canaliculées.

L'assise palissadique, qui se retrouve, mais réduite, dans la nervure médiane, est formée, dans le limbe, de cellules minces, à membrane un peu plissée, trois ou quatre fois plus hautes que larges, et dont beaucoup se sont lignifiés et différenciées en sclérites, dressées verticalement et à contour irrégulier. Le tissu lacuneux, à grandes cellules rameuses, collenchymatoïdes, contient lui-même de nombreuses et grosses sclérites ramifiées, à membrane extrêmement épaisse, lignifiée et canaliculée.

Les cristaux d'oxalate de calcium se trouvent, comme précédemment : dans certaines cellules du tissu aquifère, où ils sont prismatiques et forment des amas plus ou moins volumineux ; et, d'autre part, sous forme de grosses macles sphériques, dans tout le parenchyme lacuneux, et notamment dans sa partie inférieure, au voisinage de l'épiderme inférieur dont la cuticule est finement striée.

Nous avons pu examiner comparativement un échantillon de la feuille du *M. papillosa* type de Baker, obligeamment communiqué par le Museum de Kew. Les caractères généraux sont évidemment les mêmes, mais des particularités très notables permettent de distinguer aisément l'espèce de sa variété *ramosissima*. Le tissu aquifère est moins développé que dans celle-ci ; il n'occupe guère que la moitié de l'épaisseur du limbe et ne comprend que trois ou quatre assises de cellules, pour la plupart sclérifiées ; les éléments de la rangée profonde sont plus grands, allongés perpendiculairement au limbe. La palissade est interrompue dans la nervure médiane où, au niveau de la méristèle, elle est remplacée souvent par un petit groupe de cellules scléreuses. Enfin les sclérites palissadiques sont extrêmement nombreuses, se succédant à de courts intervalles, de sorte que le tissu chlorophyllien vivant se trouve, de ce fait, très réduit. C'est là un caractère des plus frappants.

Dans le *M. torrentum* (fig. 7), il y a encore, sous l'épiderme supérieur (*e*) pourvu de fines stries cuticulaires, un tissu aquifère (*a*) occupant environ la moitié du limbe et composé de quatre ou cinq rangs de grandes cellules polygonales ou rectangulaires à membrane généralement épaisse, et dont le plus grand nombre, particulièrement celles de l'assise profonde, ont leurs parois sclérifiées, rigides et ponctuées.

L'assise palissadique (*p*) est formée de cellules quatre ou cinq fois plus hautes que larges, çà et là cloisonnées transversalement ; mais elle ne sclérifie aucun de ses éléments. Le tissu lacuneux (*d*) renferme à la fois des macles cristallines (*o*) et des sclérites ramifiées (*ds*), à membrane épaisse et lignifiée. L'épiderme inférieur est fortement cuticularisé et strié. Parfois la couche lacuneuse se termine inférieurement par une assise palissadiforme (*q*).

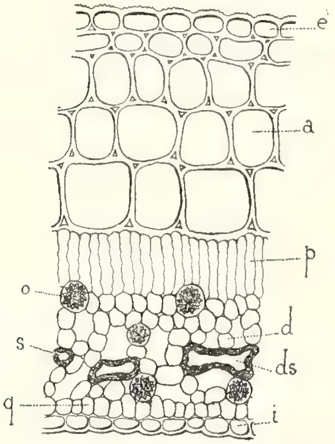


Fig. 7. — Coupe du limbe de la feuille de *M. torrentum*. — *e*, épiderme ; *a*, tissu aquifère ; *p*, palissade : *o*, cellule à macle d'oxalate de calcium ; *d*, parenchyme lacuneux ; *ds* et *s*, sclérites du tissu lacuneux ; *q*, assise palissadiforme ; *i*, épiderme inférieur.

La feuille du *M. cymosa* montre, sous l'épiderme supérieur à cuticule épaisse et lisse, un tissu aquifère qui occupe environ la moitié de l'épaisseur du limbe et comprend quatre assises, dont la plus profondément située est remarquable par ses larges cellules à membrane épaisse pourvue de ponctuations allongées verticalement, fusiformes ou en fentes.

L'assise palissadique est simple, formée de cellules quatre à cinq fois plus hautes que larges, dont aucune n'est sclérifiée. On voit, dans cette rangée palissadique, de grandes cellules maclifères, de même que dans le tissu lacuneux où il y a, en outre, de grosses sclérites ramifiées et épaisses.

Sous l'épiderme supérieur de la feuille du *M. parvifolia*, très sommairement décrite déjà par de Palézieux, le tissu aquifère, qui occupe pourtant toujours au moins la moitié de l'épaisseur du limbe, ne se compose plus que de trois assises de cellules dont celles formant la rangée profonde sont remarquablement larges, avec des parois épaisses, rigides, parfois légèrement sclérifiées et pourvues, comme dans la précédente espèce, de ponctuations fusiformes, en fentes.

L'assise palissadique, simple et dépourvue de tout élément sclérifié, a ses cellules trois à quatre fois plus hautes que larges.

Le tissu lacuneux, où sont disséminées de larges cellules maclifères, offre dans sa partie inférieure une véritable zone à sclérites, séparée de l'épiderme inférieur à cuticule striée par une seule rangée parenchymateuse. Ce sont des sclérites volumineuses, autant que nombreuses, plus ou moins ramifiées et allongées dans le sens horizontal.

Le *M. quartzitarum* a aussi, sous l'épiderme supérieur de sa feuille, un tissu aquifère qui se compose seulement de trois rangs de cellules, mais n'en occupe pas moins plus de la moitié de l'épaisseur du limbe. Les deux premières assises de cette couche exodermique sont à cellules minces et plus ou moins aplaties, tandis que l'assise profonde comprend de grandes cellules trois fois plus hautes que larges, parfois divisées par des cloisons obliques, et qui ont leurs parois épaisses, rigides, munies de ponctuations fusiformes.

L'assise palissadique est simple, formée de cellules trois à quatre fois plus hautes que larges, et qui se retrouve, réduite, dans la nervure médiane. Mais il n'y a sclérification d'aucun élément.

Le parenchyme lacuneux épaissit, d'une manière générale, ses membranes cellulosiques. Les cellules maclifères y sont disposées assez régulièrement en une double rangée, supérieure et inférieure. Mais les sclérites, que nous avons notées dans toutes les espèces précédentes, font absolument défaut, aussi bien dans la palissade que dans le tissu lacuneux du *M. quartzitarum*.

Tous les *Medinilla* terrestres des grandes altitudes, dont la feuille vient d'être examinée, ont un limbe foliaire à structure bifaciale, sauf le *M. torrentum*, qui, par les caractères indiqués et figurés de son limbe, pourra servir de terme de transition. Voici maintenant, en effet, une espèce d'altitude élevée encore (1 200 mètres), dont le tissu assimilateur a subi un développement tel qu'il en résulte une structure nettement subcentrique : c'est le *M. andrarangensis*. Sous l'épiderme supérieur à cuticule épaisse et finement striée s'étend un tissu aquifère qui occupe environ la moitié de l'épaisseur du limbe. Cette couche exodermique se compose de cinq assises de larges cellules polygonales ou rectangulaires à membrane épaisse, ponctuée, et à parois lignifiées et canaliculées dans la rangée profonde. Il y a çà et là dans ces cellules aquifères des amas de gros cristaux prismatiques d'oxalate de calcium.

Le tissu palissadique est plus complexe que dans les autres espèces. Il comprend d'abord de longues cellules verticales, sept à huit fois plus hautes que larges, qui sont souvent lignifiées et ponctuées et forment un premier type de longues sclérites palissadiques. Mais, d'autre part, les éléments de la palissade sont très fréquemment cloisonnés transversalement une ou deux fois, d'où deux ou trois assises de cellules superposées et parfois comme articulées. Souvent encore, les cellules plus courtes provenant de ce cloisonnement se lignifient et se différencient en un second type réduit de sclérites palissadiques. Enfin ce tissu palissadique renferme de larges cellules arrondies remplies par de grosses macles cristallines, qui sont, d'ailleurs aussi très nombreuses, mais de dimensions généralement moindres dans tout le parenchyme lacuneux. Celui-ci offre, en outre, et en grand nombre aussi, des sclérites plus ou moins rameuses.

Mais ici le tissu lacuneux ne s'étend pas jusqu'à l'épiderme inférieur, stomatifère et à cuticule très épaisse et finement striée. Au-dessus de celui-ci il existe constamment une rangée régulière de cellules rectangulaires, dressées perpendiculairement à l'assise épidermique, palissadiformes, mais assez lâchement unies entre elles. Il en résulte que la structure de cette feuille de *M. [illegible]*, par suite probablement d'un éclairement intense de la plante, n'est pas bifaciale, mais bien subcentrique, avec multiplication des éléments assimilateurs.

Le *M. [illegible]* est, comme nous le savons déjà, un arbuste vivant à plus basse altitude 300 mètres que les précédents. Mais la structure de sa feuille n'est guère influencée par cette différence de station, et nous y retrouvons, en définitive, sensiblement les caractères déjà constatés. Cependant le tissu aquifère occupe à peine la moitié de l'épaisseur du limbe ; il se compose de trois assises de cellules dont les deux premières, depuis l'épiderme, sont aplaties, et la dernière, profondément située, est formée de cellules beaucoup plus grandes, rectangulaires, à parois épaisses, souvent sclérifiées, rigides, pourvues de longues ponctuations verticales, en fentes.

La plante, probablement bien éclairée sur les rochers où elle se tient, a son tissu palissadique très développé, qui s'étend, avec seulement une légère réduction, dans la nervure médiane. Il est formé de longues cellules verticales, de sept à huit fois plus hautes que larges, parfois cloisonnées transversalement, sans aucune sclérification. De nombreuses cellules maclifères sont répandues dans la partie inférieure de ce parenchyme palissadique, ainsi que dans tout le tissu lacuneux où sont aussi disséminées des sclérites ramifiées, allongées horizontalement. Ajoutons que les deux épidermes portent des stries cuticulaires.

Enfin nous arrivons aux deux petites espèces à feuilles charnues, qui, par ce seul caractère, se distinguent si bien des autres. De ces deux *Medinilla*, l'un, le *M. sedifolia*, a une feuille large de 8 à 10 millimètres, à face supérieure plane et à face inférieure convexe, avec un maximum d'épaisseur de $2^{\mathrm{mm}}.5$; l'autre, le *M. cordifera*, a une feuille large de 10 millimètres, aux deux faces supérieure et inférieure convexes, avec un maximum d'épaisseur de 3 millimètres.

Cependant, la structure du limbe charnu de la feuille des deux espèces est, à peu de chose près, la même, sauf quelques différences de détail. Nous décrirons tout d'abord le limbe de *M. cordifera* (fig. 8 et 9). Sur des sections transversales, on voit immédiatement qu'entre les deux épidermes (*e*, *i*) la masse charnue est constituée presque entièrement par un énorme tissu aquifère (*a*), tandis que le mésophylle proprement dit est refoulé le long de la face inférieure, où il forme une bande étroite dont l'épaisseur moyenne est de $0^{\mathrm{mm}}.068$, alors que l'épaisseur du limbe lui-même est dans le plan médian, avons-nous dit, de 3 millimètres.

Donc, sous l'épiderme supérieur (fig. 9, *e*), à cuticule épaisse et lisse, s'étend tout ce parenchyme aquifère formé, dans la région médiane du limbe, d'une quinzaine d'assises cellulaires. Ce sont d'abord deux ou trois rangs sous-épidermiques de cellules polygonales, plus ou moins isodiamétriques (*a*); à celles-ci succèdent graduellement de longues cellules verticales, hexagonales ou rectangulaires, qui constituent la région moyenne de ce tissu aquifère (*a*); puis enfin, dans sa partie profonde, au voisinage immédiat du mésophylle, on trouve de nouveau une couche de cellules polygonales plus ou moins isodiamétriques (*n*), dont la membrane cellulosique est toujours plus fortement épaissie.

Mais tout ce parenchyme n'est pas seulement aquifère ; il est aussi tannifère. Son contenu paraît être, en réalité, une solution aqueuse d'un tanin qui, dans certaines cellules où il est particulièrement abondant, donne un précipité noir par l'action du perchlorure de fer.

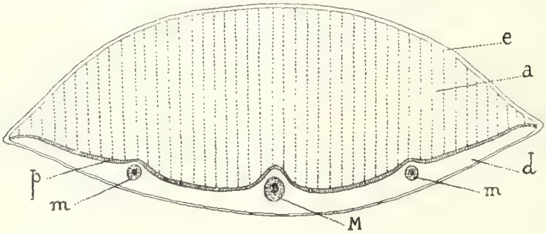


Fig. 8. — Coupe schématique de la feuille de *M. cordifera*. — *e*, épiderme ; *a*, tissu aquifère ; *p*, assise palissadique ; *d*, parenchyme lacuneux ; M, méristèle médiane ; *m*,*m*, méristèles latérales.

Ce tanin n'est d'ailleurs pas uniformément réparti dans la masse parenchymateuse ; la solution de perchlorure de fer donne, en effet, un précipité noir opaque dans toutes les cellules périphériques (fig. 9, *n*), sous-épidermiques supérieures, latérales et profondes ; mais dans la plupart des grandes cellules de la région centrale (*a*), on n'obtient qu'un précipité granuleux, brunâtre ou seulement teinté de jaune, et enfin, dans les autres, il ne se produit aucun précipité. On y observe en outre, çà et là, des amas de cristaux prismatiques d'oxalate de calcium.

Le mésophylle qui borde, avons-nous dit, la face inférieure du limbe n'a pas une épaisseur uniforme sur toute son étendue (fig. 8). Il offre trois renflements, l'un médian et les deux autres latéraux et symétriques, faisant autant de saillies proéminant dans la masse aquifère et tannifère sus-jacente. Chacun de ces renflements saillants contient une méristèle et constitue une nervure. La nervure médiane est la plus saillante et renferme la plus grosse méristèle (M) ; les deux latérales et symétriquement disposées par rapport à la précédente sont également saillantes et ont des méristèles (*m*) de dimension égale.

On voit donc que les trois méristèles issues de la tige, et qui, dans le pétiole, se disposent sur un arc ouvert en haut, se prolongent directement dans le limbe de la feuille pour former trois nervures principales qui ne sont nullement apparentes à l'extérieur, qu'il est impossible de distinguer morphologiquement, et que, pour cette raison, on peut qualifier de nervures anatomiques.

La méristèle de la nervure médiane a ici des caractères un peu particuliers (fig. 9). Son faisceau libéro-ligneux est pourvu, comme celui de la méristèle correspondante du pétiole, de tissu criblé péridesmique supraligneux; mais celui-ci, dans le limbe, s'est réuni latéralement au liber du faisceau, de telle sorte que ce faisceau est devenu concentrique avec, au centre, son bois, caractérisé par des vaisseaux épars et enveloppé d'un anneau continu de tissu criblé (*l*), où se sont différenciées d'assez nombreuses fibres (*q*). De tels faisceaux concentriques caractérisent généralement les méristèles des nervures principales latérales de la feuille des *Medinilla* à nervation apparente.

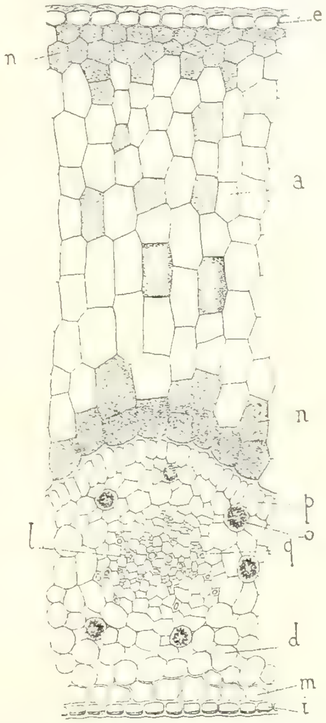


Fig. 9. — Section transversale de la feuille de *M. cordifera* (au niveau de la méristèle médiane M de la coupe schématique précédente). — *e*, épiderme supérieur ; *a*, tissu aquifère (réduit) ; *n*, cellules tannifères ; *p*, assise palissadique ; *d*, parenchyme lacuneux : *m*, assise à membranes cellulosiques épaisses ; *i*, épiderme inférieur, *o*, cellule oxalifère ; *l* et *q*, tissu criblé et fibres de la méristèle dont le centre offre trois vaisseaux distincts.

Les trois nervures principales du limbe de *M. cordifera* sont d'ailleurs unies entre elles par de petites nervures secondaires et latérales, dont les fascicules libéroligneux cheminent transversalement sous l'assise palissadique.

Cette palissade (*p*) est simple, continue; car, au niveau des nervures, elle réduit à peine les dimensions de ses cellules qui sont à membrane mince, et deux à trois fois plus hautes que larges. Leur contenu précipite en noir par le perchlorure de fer.

Le parenchyme lacuneux (*d*) est formé de cellules arrondies, à membrane cellulosique un peu épaissie (*m*) dans sa partie inférieure, celle qui est en contact avec l'épiderme inférieur, lequel est stomatifère et à cuticule lisse. Toute cette couche lacuneuse, de même que la palissade, renferme de nombreuses cellules maclifères (*o*); mais on n'y trouve aucune sclérite.

Le limbe du *M. sedifolia* offre les mêmes caractères essentiels que celui de la précédente espèce. Mais, outre sa forme particulière — face supérieure plane et face inférieur convexe — les seules dissemblances sont les suivantes : le mésophylle inférieur est plus étroit, avec les trois nervures principales à peine saillantes dans le tissu aquifère, et deux petites nervures marginales. Aussi le tissu aquifère paraît-il relativement plus abondant que dans la précédente espèce. Il se compose d'un parenchyme à cellules très minces, toutes polygonales, isodiamétriques, ou à peine plus hautes que larges; de plus, il est surtout aquifère, avec certainement très peu de tanin en dissolution, car le chlorure ferrique ne fait que colorer très légèrement en jaune le contenu cellulaire.

II. — ESPÈCES ÉPIDENDRES

Des 24 *Medinilla* épidendres que nous réunissons dans ce second groupe, il en est 23 dont nous avons pu étudier à la fois la tige et la feuille.

De plus, parmi ces espèces, il en est 14 portant des tubercules, que ce soit la base même de la tige qui se montre tubérisée en une souche volumineuse (*M. macrophyma*), ou qu'il s'agisse, ce qui est le cas pour toutes les autres espèces, exclusivement de racines tubérisées, ces tubercules-racines pouvant d'ailleurs présenter des formes et des dimensions très variables.

§ 1. — Espèces épidendres à tubercules.

Nous allons décrire comparativement la tige et la feuille de toutes les espèces de cette section ; mais nous n'avons pu étudier d'une manière complète les racines tubérisées que chez trois d'entre elles, qui sont : *M. prostrata*, *M. rubrinervis* et *M. tuberosa*.

TIGE.

Le *M. prostrata* peut être considéré comme une forme de transition.

Ce *M. prostrata*, en effet, par son port et par différents autres caractères, se rapproche des deux dernières espèces mentionnées dans la série précédente, à savoir le *M. cordifera* et surtout le *M. sedifolia*. C'est, comme celles-ci, une petite plante dont les rameaux grêles, couchés sur les troncs, portent aux nœuds des racines latérales et des feuilles crassulescentes. Cependant un caractère très particulier, et qui distingue cette espèce de tous les autres *Medinilla* faisant l'objet de notre étude, c'est qu'elle porte sur ses rameaux, son pétiole et sa feuille des poils en très grand nombre.

Ces poils s'observent surtout bien dans le premier entre-nœud, où l'épiderme est encore intact, malgré que le périderme sous-jacent, exodermique et très précoce, se soit déjà formé. Sur les sections transversales, la tige, dans ce premier entre-nœud, est quadrangulaire, avec deux petites faces opposées convexes, tandis que les deux autres sont planes ou légèrement déprimées.

L'épiderme à cuticule mince et lisse porte, en réalité, des poils de deux sortes. Les plus nombreux sont des poils tecteurs, longuement coniques, pluricellulaires, unisériés, dont les éléments ont leur membrane épaissie, sclérifiée et pourvue de fines stries longitudinales, saillantes. Mais il est d'autres poils, plus courts, et qui paraissent beaucoup plus rares; ils se composent d'un pédicelle de trois ou quatre cellules, surmonté d'une tête glanduleuse renflée, arrondie, divisée par deux cloisons perpendiculaires en quatre cellules tannifères.

Sous cet épiderme pilifère s'étend un liège composé de deux ou trois rangs de larges cellules rectangulaires ; celles-ci, dans les assises subéreuses périphériques, ont leur membrane épaissie en un arc interne sclérifié.

L'écorce parenchymateuse, formée de sept à huit assises cellulaires, est amylifère et renferme, en outre, des macles cristallines et des nodules de cellules scléreuses, à parois épaisses et canaliculées. L'endoderme sclérifie ses éléments dès le premier entre-nœud, de sorte que la limite entre l'écorce et la stèle est toujours bien distincte.

L'anneau libéro-ligneux est elliptique. Le liber a son parenchyme un peu collenchymatoïde, séparant des îlots criblés bien différenciés; les fibres n'y apparaissent qu'à partir du second entre-nœud. En dedans de l'anneau ligneux elliptique s'étend la zone criblée périmédullaire continue, mais plus large aux deux extrémités de l'ellipse, c'est-à-dire aux deux points qui correspondent aux deux groupes de faisceaux foliaires, d'ailleurs peu distincts. Dans cette zone périmédullaire ne se différencient que des fascicules de tubes criblés qui en occupent régulièrement le bord interne.

La moelle ne contenant aucun faisceau est adesme. Mais elle est remplie d'amidon et offre çà et là quelques macles cristallines, en même temps que de petits nodules scléreux, qui ne s'observent toutefois d'une manière constante qu'au voisinage des nœuds.

La description qui vient d'être faite concerne plus particulièrement le premier entre-nœud; mais elle s'applique à peu près entièrement au second entre-nœud, sauf que, à ce niveau, la tige s'arrondit, la stèle prend la forme d'une large ellipse, et que la moelle, au lieu d'être adesme, présente vers son centre un unique très petit faisceau criblé.

De même que le *M. prostrata*, rencontré vers 500 mètres aux environs de la baie d'Antongil, dix autres de ces espèces épidendres à tubercules, c'est-à-dire la plupart d'entre elles, ont été trouvées à de faibles altitudes, depuis les bois littoraux et les dunes basses jusqu'à cette même altitude de 500 mètres. Ce sont : *M. macrophyma*, *M. tuberosa*, *M. glomerata*, *M. matitanensis*, *M. ascendens*, *M. ovata*, *M. pachyphylla*, *M. longifila*, *M. calcicrassa*, *M. masoalensis*.

La tige de ces plantes est, dans les entre-nœuds supérieurs, tantôt un peu aplatie et à section ovale et tantôt tétragone, parfois même à angles saillants, presque ailée (*M. masoalensis*). Mais elle tend de plus en plus à s'arrondir dans les entre-nœuds inférieurs. De plus, à côté de particularités qui seront indiquées pour chacune des espèces, elle offre, dans l'ensemble, des caractères généraux et communs qui peuvent être résumés brièvement : épiderme glabre ; périderme sous-épidermique ; écorce parenchymateuse dont les éléments ont leur membrane épaisse, collenchymatoïde, avec macles cristallines, cellules scléreuses souvent groupées ou en nodules, surtout au voisinage des nœuds ; endoderme à cadres subérisés, mais souvent peu distincts ; caractère collenchymatoïde apparent également dans les parenchymes libérien, périmédullaire et médullaire ; zone criblée périmédullaire plus ou moins continue, mais constamment plus large et saillante en dedans des faisceaux libéro-ligneux destinés aux feuilles du nœud immédiatement supérieur, et différenciation à ces niveaux de vaisseaux spiralés ou annelés périmédullaires qui, associés au tissu criblé, sont l'origine des faisceaux cribro-vasculaires médullaires, quand l'espèce en possède.

De tels caractères s'observent précisément chez le *M. macrophyma*, arbuste épidendre des bois des dunes du Bas-Namorona, dont la tige rameuse se renfle à sa base en une souche volumineuse irrégulière appliquée sur les troncs et dont quelques racines se tubérisent d'ailleurs aussi. Mais nous n'en avons étudié que les rameaux qui, dans les entre-nœuds supérieurs, ont une section sensiblement elliptique (fig. 10, I). Protégés par une couche de liège périphérique à dix assises (*s*), il ont une écorce parenchymateuse (*c*) assez large, collenchymatoïde, renfermant des grains d'amidon, et où sont disséminées des macles

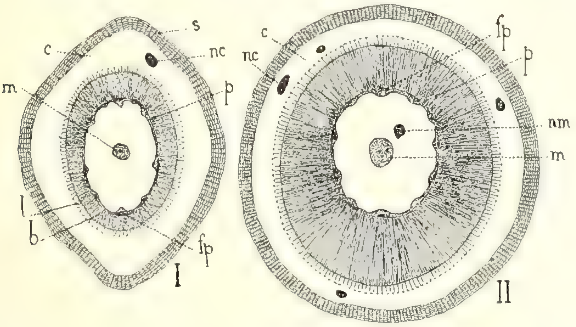


Fig. 10. — Coupes transversales schématiques de la tige de *M. macrophyma*. — I, entre-nœud supérieur : *s*, liège ; *c*, écorce ; *nc*, nodule scléreux cortical ; *l*, liber ; *b*, bois ; *fp*, faisceau ligneux primaire ; *p*, zone périmédullaire ; *m*, faisceau cribro-vasculaire de la moelle. — II, entre-nœud inférieur : les lettres ont même signification que précédemment ; de plus, *nm*, nodule scléreux médullaire.

cristallines et quelques cellules scléreuses formant parfois des nodules (*nc*). Mal caractérisé par ses cadres subérisés, l'endoderme sclérifie toutefois de loin en loin un certain nombre de ses éléments qui jalonnent la position de cette assise.

L'anneau libéro-ligneux est elliptique ; le liber (*l*), de faible épaisseur, à parenchyme collenchymatoïde, renferme des fibres et des macles cristallines ; la couche ligneuse secondaire (*b*), trois fois plus épaisse que le liber, est très fibreuse.

La zone criblée périmédullaire (*p*) est continue, maclifère, et forme des masses saillantes qui correspondent au bois primaire (*fp*) des faisceaux foliaires, d'ailleurs peu distincts, situés, en deux groupes, aux extrémités de l'ellipse. A ces niveaux elle différencie, outre les éléments criblés, des fibres et quelques vaisseaux.

Quelques cellules scléreuses sont disséminées à la périphérie de la moelle, tandis que vers son centre se trouve un gros faisceaux cribro-vasculaire (*m*) composé de trois ou quatre éléments vasculaires et d'un abondant tissu criblé.

Dans les entre-nœuds inférieurs, ces caractères se retrouvent, mais la tige est arrondie (fig. 10, II). Écorce et moelle renferment de gros nodules scléreux (*nc* et *nm*). L'anneau ligneux s'est épaissi et comprend à la fois des fibres entièrement sclérifiées et des fibres dont la membrane est mixte, lignifiée extérieurement et revêtue intérieurement d'une lame cellulosique. La moelle étroite contient toujours en son centre un gros faisceau cribro-vasculaire (*m*) dont la partie criblée renferme des macles cristallines et quelques fibres comme la zone criblée périmédullaire elle-même.

Dans les mêmes bois des dunes du Bas-Namorona, se trouve une espèce fort intéressante que nous avons pu étudier très complètement : c'est le *M. tuberosa*. Les sections de la tige, faites dans la partie moyenne du premier entre-nœud, sont irrégulièrement elliptiques. L'épiderme a sa cuticule striée longitudinalement. Le liège sous-épidermique comprend trois assises de cellules subéreuses minces. L'écorce large est particulièrement remarquable ; elle se compose (fig. 11) d'éléments à membrane cellulosique extrêmement épaisse, comme gonflée et gélifiée (*cm*) et où sont disséminées des cellules maclifères et de grosses cellules scléreuses (*d*). De plus, tout ce tissu collenchymatoïde cortical contient en abondance des graines d'amidon ovales ou arrondis, avec un hile linéaire.

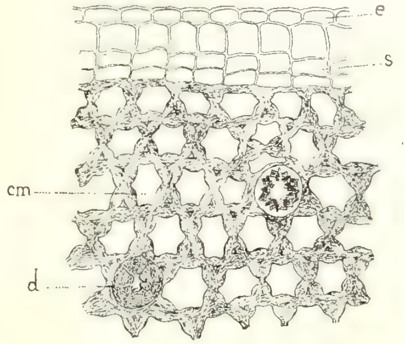


Fig. 11. — Région corticale externe de la tige de *M. tuberosa*. — *e*, épiderme ; *s*, liège ; *cm*, cellules corticales à membranes très épaisses ; *d*, cellule scléreuse ; à droite, une cellule oxalifère.

Les membranes épaisses de ce tissu ne se colorent pas en bleu par le chlorure de zinc iodé ou par l'action successive de la solution iodo-iodurée et de l'acide sulfurique étendu d'un tiers d'eau ; de plus, elles résistent énergiquement aux acides, même à l'acide sulfurique qui ne les dissout pas complètement au bout de quatre heures.

La substance qui constitue ces membranes corticales épaisses n'est donc pas de la cellulose pure, mais une matière de réserve associée à l'amidon ; nous la considérons comme formée de mannanes (cellulose de réserve de Reiss ou mannoso-cellulose de Schulze), comparables sans doute aux mannanes des tubercules de certaines Orchidées (*Orchis* ou *Ophrys*).

Ce tissu n'appartient d'ailleurs pas exclusivement à l'écorce, où pourtant il est le plus développé. Nous le retrouvons dans la stèle.

L'endoderme est assez mal caractérisé par ses cadres subérisés, mais bon nombre de ses éléments sont sclérifiés. Le parenchyme libérien est également collenchymatoïde, avec des macles sphériques et quelques fibres épaisses, mais restées cellulosiques. La couche ligneuse secondaire, peu développée et circonscrivant une moelle large, n'offre que des fibres épaisses, mais faiblement sclérifiées et lâchement unies entre elles.

La zone criblée périmédullaire n'est pas continue. Elle n'est développée et ne forme de coins saillants dans la moelle qu'en dedans du bois des faisceaux libéro-ligneux primaires qui sont situés, en deux groupes de cinq, aux deux extémités de l'ellipse. Dans les espaces interfasciculaires il ne s'est différencié encore que de rares fascicules criblés. Mais dans deux des saillies de la zone périmédullaire, qui correspondent aux faisceaux ligneux primaires, on observe, en dehors des îlots criblés, qui comme toujours sont internes, un vaisseau annelé. Ces vaisseaux sont semblables à ceux qui, au nombre de deux, en effet, font partie de l'unique faisceau cribro-vasculaire situé un peu excentriquement dans la moelle. Celle-ci est collenchymatoïde, à membranes épaisses analogues à celles de l'écorce, et renferme de l'amidon en abondance.

Des coupes faites dans le second et le troisième entre-nœud montrent quelques modifications. L'amidon est plus abondant dans l'écorce et la moelle ; tandis que, par contre, leurs membranes collenchymatoïdes diminuent d'épaisseur. L'anneau ligneux est plus complètement lignifié.

La moelle renferme encore un seul gros faisceau cribro-vasculaire, mais dans lequel s'observent, au milieu du tissu criblé, deux ou trois petits groupes vasculaires. Ce qui paraît indiquer la réunion en un seul de plusieurs faisceaux médullaires.

Notons encore que d'une manière constante on voit, au niveau des nœuds renflés de cette espèce, se multiplier, aussi bien dans l'écorce que dans la moelle, les nodules scléreux composés de cellules polygonales ou annulaires à parois lignifiées et canaliculées.

Dans le quatrième entre-nœud, portant déjà des racines adventives, la plupart des caractères précédents se retrouvent. Mais le liber contient de nombreuses fibres ; la couche ligneuse secondaire, d'épaisseur inégale, ce qui est un caractère de dorsiventralité de cette partie radicante de la tige, montre, dans sa portion la plus épaisse, des fibres dont la menbrane externe lignifiée est revêtue sur sa face interne d'une lame cellulosique. Ces mêmes fibres existent dans le bois secondaire jusqu'à la base de la tige. Quant à la moelle, elle est toujours relativement large et amylifère ; mais elle est adesme, dépourvue de tout faisceau médullaire dans toute l'étendue du quatrième entre-nœud.

Cependant dans la partie inférieure, rhizomateuse, de la tige, qui est arrondie et offre une moelle relativement plus étroite, celle-ci présente de nouveau vers son centre un gros faisceau cribro-vasculaire composé de deux vaisseaux et d'un abondant tissu criblé.

Le *M. glomerata*, épidendre à tubercules des bois littoraux du Mananara, a une tige tétragone, assez grosse (5 millimètres sur 4 millimètres). Ses seules particularités sont les suivantes : un épiderme à cellules petites, toutes prolongées en papilles coniques; dans l'anneau libéro-ligneux, quadrangulaire ou plus ou moins elliptique, le liber, fibreux et maclifère, est relativement aussi épais que la couche ligneuse. Dans la moelle enfin, sont quatre ou cinq gros faisceaux cribro-vasculaires groupés vers le centre.

Par contre, la tige est complètement adesme chez le *M. matitanensis*, arbuscule épidendre à tubercules, rencontré à 100 mètres d'altitude. Cette tige est tétragone ; mais dans les deux premiers entre-nœuds supérieurs, deux des faces opposées sont creusées de sillons profonds qui apparaissent sur les sections transversales comme deux dépressions à bords angulaires saillants. Mais, à partir du troisième et du quatrième entre-nœud, ces sillons s'effacent et le rameau devient franchement rectantangulaire. Les particularités de cette tige sont : épiderme à cuticule portant de fines stries longitudinales ; écorce collenchymatoïde, remplie de grains d'amidon ovales, à hile linéaire ; endoderme mal caractérisé par ses cadres subérisés, mais avec quelques éléments sclérifiés indiquant la position de l'assise ; anneau libéro-ligneux elliptique : liber de faible épaisseur, contenant des macles cristallines dans les entre-nœuds inférieurs, mais pas de fibres, et anneau ligneux secondaire à parenchyme mou ou légèrement lignifié dans les premiers entre-nœuds ; faisceaux libéro-ligneux foliaires en deux groupes de trois aux deux extrémités de l'ellipse. Dans les deux premiers entre-nœuds (fig. 12) la zone criblée périmédullaire est seulement représentée par les masses saillantes (*pm*) qu'elle forme en dedans des six faisceaux ligneux; mais dans les entre-nœuds situés plus bas, des îlots criblés se différencient progressivement dans les espaces interfasciculaires le long du bord interne du bois secondaire, et la zone criblée périmédullaire est à peu près continue à la base de la tige. La moelle est, avons-nous dit, constamment adesme ; dans les entre-nœuds elle est parenchymateuse et amylifère, mais au niveau des renflements nodaux, très marqués encore dans cette espèce, elle est, comme l'écorce d'ailleurs, maclifère et riche en gros nodules scléreux (*s*), formés de cellules pierreuses, à parois très épaisses, dures et canaliculées.

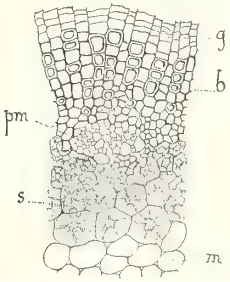


Fig. 12. — Tige de *M. matitanensis* (région intermédiaire entre l'anneau ligneux et la moelle). — *g*, zone génératrice libéro-ligneuse ; *b*, bois ; *pm*, masse criblée périmédullaire ; *s*, nodule de cellules pierreuses ; *m*, moelle.

A cette même altitude de 100 mètres se tient le *M. ascendens*, épidendre à racines tubérisées, dont les tiges sont dressées. Sauf qu'elles sont à section irrégulièrement elliptique, que l'écorce et la moelle ne sont pas amylifères et qu'en outre la moelle renferme vers son centre un unique faisceau exclusivement criblé et aplati suivant le grand axe de l'ellipse, ces tiges ont tous leurs autres caractères semblables à ceux de l'espèce précédente.

De ces deux derniers *Medinilla*, on peut encore rapprocher anatomiquement le *M. ovata*, épidendre à racines charnues, qui se trouve dans les bois des environs de la baie d'Antongil, à 400 mètres d'altitude. Sa tige, quadrangulaire dans les entrenœuds supérieurs, s'arrondit vers la base. Ses caractères particuliers sont : épiderme à cuticule lisse ; liège sous-jacent, à larges cellules rectangulaires, avec épaississements arqués internes des membranes ; écorce et moelle encore dépourvues d'amidon ; mais vers le centre de la région médullaire un petit faisceau cribro-vasculaire.

C'est à une altitude un peu plus élevée, à 500 mètres, dans les bois de Masoala, qu'a été rencontré le *M. pachyphylla*, épidendre à racines tubérisées, dont la tige offre une section elliptique et mesure, dans le second entre-nœud, 4 millimètres sur 3. Ses caractères, à ce niveau, sont : épiderme papilleux ; écorce large, collenchymateuse à sa périphérie, collenchymatoïde dans le reste de son étendue, avec des macles sphériques et de grandes cellules scléreuses isolées ou par petits groupes ; endoderme caractérisé d'abord par ses cadres subérisés, puis par la sclérification progressive et totale de ses éléments, de telle sorte que, dès le troisième entre-nœud, cette assise peut être formée d'un anneau scléreux presque continu. Dans l'anneau libéroligneux elliptique, le liber et la couche ligneuse sont sensiblement d'égale épaisseur. Les faisceaux libéro-ligneux sont groupés, mais indistincts, aux deux extrémités de l'ellipse. En dedans d'eux la zone périmédullaire s'élargit et proémine plus ou moins dans la moelle, et dans ces deux masses saillantes de la zone se différencient non seulement des fascicules criblés internes, mais aussi des vaisseaux annelés et des fibres, tandis que dans les bandes périmédullaires qui bordent en dedans le bois secondaire ne s'observent que des îlots criblés. D'autre part, vers le centre de la moelle, dans le second entre-nœud, sont deux gros faisceaux cribro-vasculaires, comprenant chacun un abondant tissu criblé et deux ou trois groupes vasculaires accompagnés de quelques fibres. Et si l'on pratique des coupes dans les entre-nœuds inférieurs, les éléments vasculaires différenciés dans les deux masses saillantes et opposées de la zone périmédullaire sont plus nombreux encore; à la périphérie de la moelle et dans le voisinage immédiat de ces masses, on voit quelques faisceaux cribro-vasculaires arrondis, et enfin, dans le centre même de la moelle en grande partie sclérifiée s'observe une couronne irrégulière formée d'une dizaine de faisceaux cribro-vasculaires plus ou moins anastomosés et renfermant chacun un abondant tissu criblé et un petit groupe vasculaire central, avec quelques fibres.

Ce sont là des faits qui montrent bien que les faisceaux criblés ou cribro-vasculaires de la moelle de ces *Medinilla* sont d'origine exclusivement périmédullaire.

A la même altitude de 500 mètres, voici encore deux arbustes épidendres à tubercules dont les entre-nœuds supérieurs sont également pourvus de sillons latéraux, de sorte que leurs sections se ressemblent. Celles-ci ont deux bords convexes correspondant à l'insertion des deux feuilles opposées du nœud immédiatement supérieur, et deux dépressions latérales. Ces deux plantes sont : le *M. longifila* et le *M. calcicrassa*.

Les caractères du *M. longifila* sont les suivants : l'épiderme a sa cuticule pourvue de stries longitudinales; le liège sous-épidermique est formé de 5 ou 6 rangs de cellules subéreuses dont les membranes internes sont fréquemment épaissies et sclérifiées; l'écorce est collenchymateuse extérieurement, collenchymatoïde dans le reste de son étendue, et renferme de nombreuses macles cristallines et des groupes de cellules scléreuses à large lumière, d'aspect annulaire. L'endoderme a ses cadres subérisés peu différenciés. L'anneau libéro-ligneux, irrégulièrement quadrangulaire, est lui-même déprimé latéralement. A la périphérie de la zone libérienne, on trouve quelques îlots de fibres épaisses, qui paraissent être péricycliques, car plus profondément le liber renferme des macles cristallines, mais pas de fibres. Le long de chacun de ses côtés convexes, l'anneau ligneux offre cinq faisceaux libéro-ligneux au bois primaire desquels correspondent des massifs très saillants formés par la zone périmédullaire. Dans les massifs qui sont en dedans de chacun des deux faisceaux médians, de chaque côté, sont différenciés non seulement des fascicules criblés internes, mais encore, en dehors de ceux-ci, des vaisseaux spiralés ou annelés et des fibres. Ajoutons que la zone périmédullaire avec ses fascicules criblés se distingue encore tout le long du bord interne du bois secondaire interfasciculaire.

La moelle collenchymatoïde, avec des cellules maclifères et des groupes scléreux semblables à ceux de l'écorce, renferme vers son centre un faisceau cribro-vasculaire aplati composé d'un tissu criblé abondant dans lequel sont répartis quatre ou cinq vaisseaux annelés qui ne diffèrent en rien de ceux développés dans la zone périmédullaire.

Les entre-nœuds supérieurs des rameaux de *M. calcicrassa* ne diffèrent de ceux de l'espèce précédente que par quelques caractères très secondaires : les cellules scléreuses de l'écorce et de la moelle sont à parois très épaisses et canaliculées ; par contre, il n'y a pas de fibres péricycliques ; enfin, le faisceau cribro-vasculaire de la région centrale de la moelle n'offre guère qu'un ou deux vaisseaux.

Dans les bois de Masoala et encore à la même altitude (500^m) habite le *M. masoalensis*, espèce à rameaux grêles qui, dans les entre-nœuds supérieurs, sont quadrangulaires, avec les angles prolongés en quatre ailes longues et étroites. Le liège sous-épidermique, à cellules subéreuses minces, suit tout le contour des ailes. Dans l'écorce parenchymateuse, et particulièrement dans les portions de ce parenchyme qui pénètrent dans les ailes, sont de nombreuses macles cristallines et de gros nodules scléreux. L'endoderme est bien caractérisé par des cadres subérisés distincts. L'anneau libéro-ligneux est quadrangulaire et le rectangle ligneux porte sur deux de ses côtés opposés, qui correspondent aux faces convexes du rameau, deux groupes de cinq faisceaux au niveau desquels la zone criblée périmédullaire fait, comme d'ordinaire, saillie dans la moelle. Celle-ci, parenchymateuse, ne possède vers son centre qu'un très petit faisceau exclusivement criblé.

Dans le troisième ou quatrième entre-nœud, on voit apparaître à la base de chacune des ailes un petit arc péridermique transversal, se produisant par cloisonnement des cellules de l'écorce situées à ce niveau. Ces péridermes partiels et profonds, en se raccordant avec le périderme général périphérique, isolent du reste de l'écorce les parties saillantes des ailes ; celles-ci se mortifient et se séparent comme de fines lanières longitudinales qui adhèrent encore pendant quelque temps à la surface des entre-nœuds. Puis elles s'en détachent et l'entre-nœud n'offre plus que quatre petites crêtes longitudinales plus ou moins visibles. Enfin, plus bas, ces crêtes elles-mêmes s'effacent et la tige s'arrondit. Mais sa structure générale reste sensiblement la même que dans les premiers entre-nœuds.

Il nous reste à examiner, dans ce groupe des *Medinilla* épidendres à racines tubérisées, trois espèces rencontrées à des altitudes beaucoup plus élevées, situées entre 1400 et 2000 mètres. Ce sont : le *M. cacuminum* et le *M. quadrangularis*, sur le mont Tsaratanana, à 1700 et 2000 mètres, et le *M. rubrinervis*, dans les bois d'Andasibé, à 1400 mètres.

Le *M. cacuminum* a une tige tétragone dont les angles sont saillants, presque en ailes courtes et obtuses. Par son liège sous-épidermique, son écorce épaisse, parenchymateuse, offrant de nombreux cloisonnements radialement et tangentiellement dirigés, et contenant à la fois des macles cristallines et des nodules scléreux, et enfin par son endoderme à cadres subérisés peu distincts, cette espèce ne présente aucun caractère qui lui soit particulier. L'anneau libéro-ligneux est elliptique. Le liber est très maclifère. La zone périmédullaire, qui proémine dans la moelle en dedans des deux groupes de faisceaux occupant les deux extrémités de l'ellipse, est également très riche en macles cristallines; elle est d'ailleurs continue et différenciés des îlots criblés tout le long du bord interne du bois secondaire. Mais une particularité intéressante, c'est que, tandis que la moelle large et parenchymateuse de cette tige est presque constamment adesme et ne contenait un petit faisceau exclusivement criblé que dans le second entre-nœud, des vaisseaux annelés s'étaient différenciés dans les masses saillantes de la zone périmédullaire en rapport avec les faisceaux ligneux normaux. Si donc, dans ce cas, il se forme des faisceaux cribro-vasculaires, ceux-ci restent dans la zone périmédullaire et ne pénètrent pas ou que très rarement et partiellement dans la moelle.

Le *M. quadrangularis*, qui est une espèce de la même station et morphologiquement très voisine de la précédente, va nous offrir pourtant une structure bien différente. Sa tige, étudiée dans les entre-nœuds supérieurs, est quadrangulaire avec ses quatre angles prolongés en ailes saillantes, moins développées pourtant que dans le *M. masoalensis*. Le liège offre de nombreuses cellules à épaississements internes arqués. L'écorce est collenchymatoïde dans toute son étendue et renferme macles cristallines et nodules de cellules scléreuses à parois épaisses, canaliculées. L'endoderme a des cadres subérisés assez nets.

La forme et la disposition des parties constituantes de la stèle sont sensiblement celles qui ont été décrites dans la tige de *M. masoalensis*. Mais il y a des différences importantes. La zone criblée périmédullaire est continue, mais les masses saillantes qu'e le forme en dedans des pointes ligneuses des faisceaux normaux sont plus développées et plus proéminentes dans la moelle. Dans celles de ces masses qui correspondent aux faisceaux médians des deux côtés opposés se sont différenciés, en dehors des fascicules criblés, de petits vaisseaux annelés semblables à ceux des faisceaux cribro-vasculaires médullaires.

Vers le centre de la moelle, en effet, sont réunis, et plus ou moins anastomosés latéralement, cinq faisceaux cribro-vasculaires disposés en une sorte de couronne irrégulière et comprenant chacun un petit groupe vasculaire entouré de tissu criblé. Collenchymatoïde comme l'écorce, la moelle renferme également des macles cristallines et de gros nodules scléreux.

Le *M. rubrinervis* a sa tige tétragone dans les entre-nœuds supérieurs ; mais elle s'arrondit progressivement jusque dans la partie rhizomateuse de sa base. La structure des entre-nœuds supérieurs des rameaux dressés peut être résumée brièvement ainsi : liège sous-épidermique ; écorce parenchymateuse à membranes très minces, comme plissées, contenant des grains d'amidon et offrant, en outre, des macles cristallines et des groupes de cellules scléreuses polygonales ou annulaires. La moelle possède les mêmes caractères et les mêmes éléments que l'écorce ; mais elle renferme, en outre, deux ou trois faisceaux cribro-vasculaires de faible diamètre.

Vers la base de la tige, et dans sa partie rhizomateuse, on observe d'intéressantes modifications de cette structure. L'écorce, que protège un liège en voie d'exfoliation périphérique, est complètement dépourvue de tout élément scléreux ; elle est entièrement parenchymateuse, avec ces mêmes cellules dont les membranes sont d'une extrême minceur, un peu plissées et qui renferment alors de l'amidon en abondance et, çà et là, quelques macles cristallines.

L'endoderme est mal caractérisé. L'anneau libéro-ligneux est épais ; le liber contient des macles sphériques et quelques fibres isolées ou par petits groupes. Dans le bois secondaire apparaissent de larges masses de ces fibres déjà signalées chez plusieurs espèces et constituées par une membrane sclérifiée extérieurement et revêtue intérieurement d'une lame cellulosique. En dedans et tout le long du bord interne de l'anneau ligneux s'étend une zone criblée périmédullaire continue, à peine renflée au niveau des faisceaux de bois primaire dont la saillie est faible. Quant à la moelle, elle est étroite, parenchymateuse, amylifère, mais entièrement dépourvue de tout faisceau.

La région médullaire conserve ces mêmes caractères et reste adesme jusque dans la partie extrême de cette base de tige, sorte de rhizome un peu renflé et qui porte des fleurs. Mais à ce niveau on observe quelque chose de plus : c'est un appareil à tanin analogue à celui que nous avons signalé dans la tige de certains *Dichætanthera*. Comme dans celle-ci, en effet, il se compose de deux réseaux tannifères, situés en dehors et en dedans de l'anneau ligneux, et différenciés dans le parenchyme libérien, d'une part, et dans celui de la zone périmédullaire, d'autre part. De plus, ces deux réseaux de cellules à tanin sont reliés et communiquent entre eux par l'intermédiaire des rayons secondaires, eux-mêmes tannifères, qui traversent la couche ligneuse. Si l'on ajoute que, en dehors de cet appareil nettement différencié, le tanin se trouve encore à l'état diffus dans l'écorce et la moelle, on voit que le tanin, associé à l'amidon, dans le rhizome de cette plante, prend les caractères d'une véritable matière de réserve.

Cette manière de voir semble se confirmer par l'étude des racines tubérisées.

Racines tubérisées ; morphologie, structure, mode de tubérisation.

Ainsi qu'il a déjà été dit, nous n'avons pu étudier les racines tubérisées que chez trois espèces : *Medinilla rubrinervis*, *M. prostrata* et *M. tuberosa*. Mais, même limitées à ces trois plantes, les recherches concernant de tels organes, chez les Mélastomacées, sont entièrement nouvelles ; car, si, antérieurement aux récoltes de M. Perrier de la Bâthie, on connaissait déjà une Mélastomacée à racines tubéreuses, celle nommée par Baillon, en 1877, *Dissochæta sarcorhiza*, on n'avait, avant notre Note (1) sur ce sujet, aucune donnée sur la structure de ces tubercules et sur le mode de tubérisation si particulier de ces racines.

Chez les trois *Medinilla* cités, les racines tubérisées sont insérées de loin en loin sur les rhizomes. Dans le *M. tuberosa*, ces tubercules sont de formes diverses (fig. 13). Les uns, les plus petits, proviennent du renflement de la partie moyenne de la racine ; ils sont fusiformes et ont de 8 à 15 millimètres de longueur sur 3 à 7 millimètres de largeur moyenne. D'autres fois la racine se tubérise dès sa base d'insertion sur le rhizome, de telle sorte que le tubercule épais et court est alors étroitement accolé à la

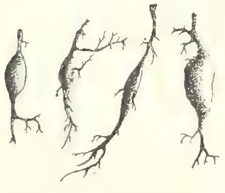


Fig. 13. — Racines tubérisées de diverses formes de *M. tuberosa*.

---

(1) H. Jacob de Cordemoy. *Sur la structure de deux Mélastomacées épidendres à racines tubérisées, de l'Est de Madagascar* (C. R. Ac. sc., juin 1912).

tige, et si, comme cela arrive, celle-ci porte à ce niveau des fleurs, il semble que ces fleurs sont portées par les tubercules. Dans d'autres cas encore, la racine tubérisée présente plusieurs renflements successifs et distincts, bien séparés les uns des autres par des parties rétrécies.

Les quelques tubercules de *M. prostrata* que nous avons vus étaient tous semblables et constitués par des renflements fusiformes de la partie moyenne de certaines racines, comme dans le *M. tuberosa*.

Les racines de *M. rubrinervis* paraissent avoir une tendance à se tubériser dès leur base d'insertion sur le rhizome auquel elles sont dès lors rattachées par une sorte de pédicule parfois très court. Aussi ces tubercules sont-ils tantôt fusiformes, tantôt cylindro-coniques (fig. 14). Nous en avons étudié un de ce dernier type, mesurant 7 centimètres de longueur et une épaisseur moyenne d'un centimètre environ.

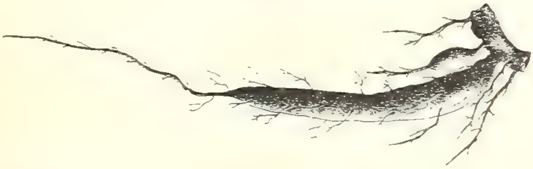


Fig. 14. — Racines tubérisées de *M. rubrinervis,* insérées sur le rhizome.

Dans les trois espèces, ces tubercules sont garnis de radicelles, tout comme les racines normales.

Le mode de tubérisation des racines est aussi le même chez les trois *Medinilla.* Il peut être étudié soit sur des tubercules à différents états de développement, soit en pratiquant des coupes aux divers niveaux d'une même racine tubérisée. Remarquons tout d'abord que les racines normales sont pourvues de leur structure secondaire complète dans la plus grande partie de leur longueur, c'est-à-dire qu'elles offrent un périderme superficiel et un anneau libéro-ligneux secondaire enveloppant une moelle très étroite, entièrement sclérifiée, où il est impossible de reconnaître les faisceaux ligneux primaires. Dès lors, en comparant les tubercules à ces racines grêles normales, on note les faits suivants. D'abord le périderme a partout mêmes caractères ; l'assise péridermique produit bien en dedans un peu de phelloderme (fig. 15, IV, *d*), qui toutefois ne paraît pas contribuer d'une manière appréciable à la tubérisation. L'écorce primaire sous-jacente, qui d'ailleurs n'est séparée de la stèle par aucun endoderme différencié, devient un peu plus épaisse, plus charnue dans le tubercule; mais son rôle dans la tubérisation est négligeable. Quant à la moelle, elle reste partout étroite et entièrement sclérifiée (*m*).

C'est, en définitive, l'assise génératrice libéro-ligneuse qui, par son activité toute particulière, détermine la tubérisation de

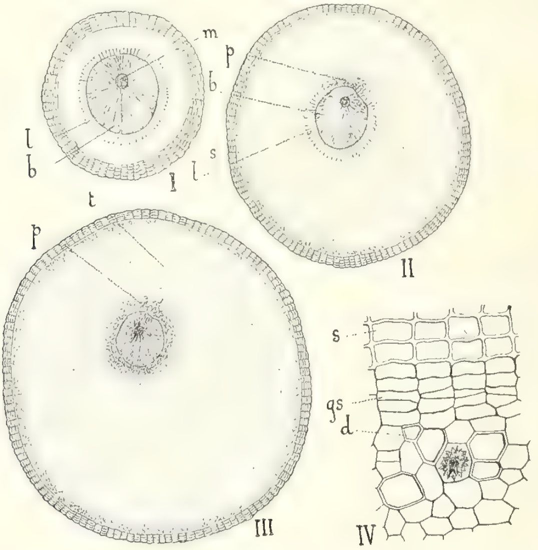


Fig. 15. — Structure schématique et mode de tubérisation des racines de *M. rubrinervis*. — I, racine normale : *s*, liège à la périphérie de l'écorce ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle sclérifiée. — II, un des stades de début de la tubérisation : *l*, couche profonde du liber secondaire avec îlots criblés ; *p*, zone libérienne, entièrement parenchymateuse ou avec rares îlots criblés ; *b*, bois secondaire et moelle sclérifiée excentrique. — III, centre du tubercule : *p*, parenchyme libérien à éléments en files rayonnantes ; *t*, tissu libérien à larges cellules, constituant la masse charnue du tubercule. — IV, couche péridermique superficielle du tubercule : *s*, liège ; *gs*, assise génératrice péridermique ; *d*, phelloderme, avec quelques éléments sclérifiés.

la racine. Si, partant de la région restée grêle et normale d'une racine offrant un renflement tubérisé, on fait une série de coupes jusqu'au niveau le plus large de celui-ci, c'est-à-dire jusqu'en son centre, on voit que, dans le tubercule, cette assise génératrice cesse ou à peu près de rejeter en dedans du méristème interne, c'est-à-dire de former du bois secondaire, tandis que, au contraire, elle produit en dehors un abondant méristème qui représente, en réalité, la zone libérienne secondaire anormalement développée de la racine et constitue le véritable tissu de tubérisation de cette racine. Au début de cette tubérisation (fig. 16), quelques éléments de ce méristème externe se recloisonnent encore pour donner un certain nombre d'îlots criblés caractéristiques du liber (*l*), lesquels sont séparés par des files nombreuses et rayonnantes de parenchyme secondaire. Et si l'on observe les modifications progressives de cette zone libérienne des extrémités vers le centre d'un même tubercule, on constate que les îlots criblés y deviennent de plus en plus étroits et de plus en plus rares, tandis que la masse parenchymateuse prédomine et finit par surmonter seule la zone génératrice dont l'activité est incessante (fig. 15, II et III). Les éléments de ce parenchyme (*p*), au moins dans sa partie profonde, sont disposés en files rayonnantes avec, çà et là, des fibres isolées ou par petits groupes (fig. 16, *s*), tandis que, dans sa partie externe, où les cellules agrandissent leur diamètre et se différencient diversement, ainsi que nous le dirons, la disposition est moins régulière.

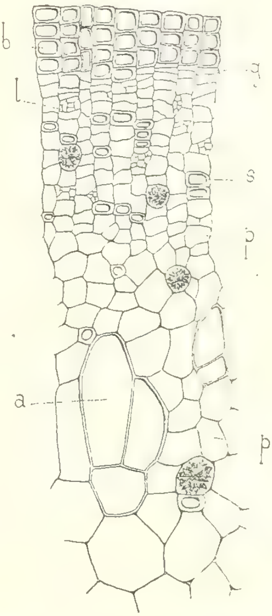


Fig. 16. — Coupe transversale faite à l'une des extrémités du tubercule fusiforme de *M. tuberosa*. — *b*, bois secondaire ; *g*, zone génératrice libéro-ligneuse ; *l*, liber profond avec îlots criblés et fibres *s* ; *p*, parenchyme libérien secondaire externe avec larges cellules aquifères *a*.

Mais l'activité si particulière de cette zone génératrice, à laquelle est due, en somme, presque exclusivement la tubérisation de la racine, n'est pas égale dans toute son étendue, sur tout son pourtour. Au niveau de la face par laquelle le tubercule est appliqué contre l'arbre, l'activité de la zone génératrice est moindre que sur la face opposée, libre. Il en résulte que l'axe lignifié de la racine, constitué par la moelle sclérifiée et l'étroit anneau ligneux, est toujours excentriquement situé (fig. 15).

Cet axe n'est cependant pas toujours entièrement lignifié, et dans les tubercules de *M. rubrinervis*, par exemple, le parenchyme ligneux conserve ses membranes cellulosiques et reste, en partie du moins, à l'état de parenchyme mou.

Quoi qu'il en soit, le mode de tubérisation des racines est le même dans les trois *Medinilla*, et il est tel que nous venons de le décrire, c'est-à-dire que les tubercules se forment presque exclusivement aux dépens de la zone libérienne secondaire, qui prend un développement considérable par suite de l'activité particulière, du fonctionnement irrégulier et unilatéral de l'assise génératrice libéro-ligneuse.

Mais dans ce parenchyme d'origine secondaire et de nature libérienne s'accumulent des substances de réserve. De là des différences intéressantes ou des analogies parmi les trois espèces considérées.

Chez le *M. tuberosa* (fig. 17), la partie profonde de la couche parenchymateuse secondaire du tubercule, celle qui avoisine la zone génératrice (*g*), est remplie d'amidon, mais cet amidon paraît se résorber vite et être utilisé par la plante au fur et à mesure de sa formation. Aussi la majeure partie de ce parenchyme secondaire (*p*) ainsi que toute l'écorce primaire du tubercule, dans cette espèce, sont constituées par de grandes cellules claires, entre lesquelles se trouvent intercalés çà et là de petits groupes fibreux (*s*). Beaucoup de ces larges cellules claires ont leur membrane épaissie et rigide (*a*), comparable à celle de certaines cellules du tissu aquifère de la feuille. Le contenu de ces cellules paraît bien être simplement aqueux, puisque tous les réactifs employés sont restés sans action sur lui. Après la résorption de l'amidon et la disparition du contenu vivant de ces éléments, l'eau s'y accumule, et le tubercule devient surtout un organe à réserve aqueuse.

Dans les tubercules de *Medinilla rubrinervis* et de *M. prostrata* (fig. 18), le contenu cellulaire est le même mais diffère de celui de *M. tuberosa*. Les racines tubérisées de ces deux espèces offrent de telles analogies à cet égard qu'on doit les comprendre dans une même description. Elle ne renferment aucune trace d'amidon. Mais les files rayonnantes de cellules du parenchyme libérien secondaire sont, pour la plupart, remplies de tanin, et ces files d'éléments tannifères (*t*) s'anastomosent en un réseau assez régulier, dont les mailles sont occupées par des groupes de larges cellules polygonales (*a*), aquifères, à membrane épaissie, rigide, analogues à celles du *M. tuberosa*, mais souvent mieux différenciées encore. Par suite du grand développement diamétral des cellules aquifères, les éléments à tanin (*t*) qui composent le réseau sont amincis, aplatis ; mais sur des sections minces de gros tubercules, traitées par des solutions de bichromate de potassium ou de perchlorure de fer, le réseau tannifère qu'ils dessinent se distingue aisément par simple examen à la loupe.

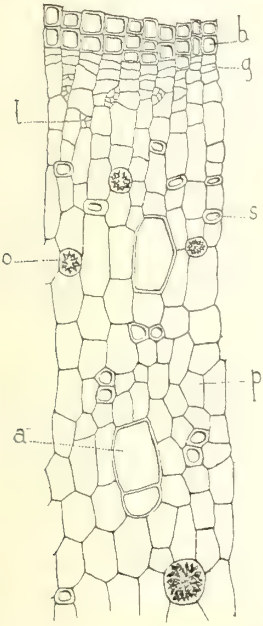


Fig. 17. — Coupe transversale faite plus près du centre du tubercule de *M. tuberosa*. — *b*, bois secondaire ; *g*, assise génératrice libéro-ligneuse ; *l*, liber profond, avec de rares petits îlots criblés ; *p*, parenchyme libérien secondaire ; *a*, cellules aquifères sclérifiées ; *s*, fibres ; *o*, cellule maclifère.

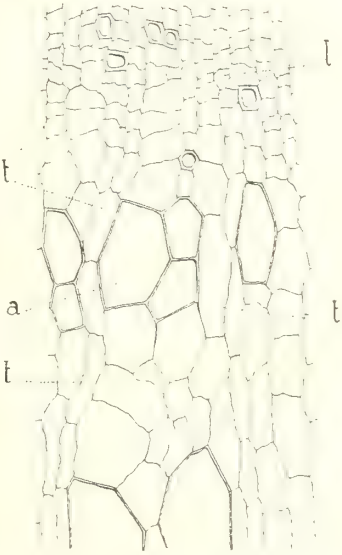


Fig. 18. — Coupe transversale de la partie centrale du tubercule de *M. prostrata*. — *l*, parenchyme libérien secondaire profond, avec quelques fibres ; *t*, cellules tannifères formant réseau ; *a*, grandes cellules aquifères sclérifiées.

Ainsi que nous l'avons déjà fait observer pour le rhizome de *M. rubrinervis*, le tanin, de la série des glucosides sans doute, accumulé en abondance dans les tubercules, offre les caractères d'une véritable substance de réserve, utilisable par la plante.

FEUILLE.

Les caractères généraux de la feuille sont absolument les mêmes dans cette section des *Medinilla* épidendres à tubercules que dans celle des *Medinilla* terrestres. Tout ce que nous en avons dit précédemment à propos de ces derniers pourrait être répété ici.

Pour ce qui est de l'étude des particularités de structure, nous grouperons les espèces qui nous occupent d'après les analogies qu'offre le limbe de leur feuille, en allant des cas les plus simples aux cas les plus complexes. Il n'y a, notons-le encore, le plus souvent aucune relation entre ces analogies et la similitude des stations dont nous avons tenu compte en décrivant la tige, sans y voir d'ailleurs d'influence bien nette sur les caractères anatomiques de ce membre.

La structure la plus simple nous est offerte par le limbe de *M. matitanensis* (fig. 19). L'épiderme supérieur (*e*) est formé de cellules rectangulaires dont la cuticule est munie de stries longitudinales. Au-dessous de lui s'étend un tissu aquifère (*a*) composé généralement d'une seule assise de grandes cellules rectangulaires allongées perpendiculairement au limbe, à membrane mince, et occupant environ la moitié de l'épaisseur de ce limbe; parfois cependant ces grandes cellules se cloisonnent transversalement, mais, dans ce cas, les éléments profondément situés restent de beaucoup les plus grands. Le tissu palissadique (*p*) qui s'étend au-dessous de l'exoderme (hypoderme) aquifère est formé d'une rangée simple de cellules chlorophylliennes à membrane mince, à peine deux ou trois fois plus hautes que larges; il renferme çà et là de larges cellules arrondies (*c*) remplies chacune d'une grosse macle sphérique d'oxalate de calcium. Ces mêmes cellules maclifères se trouvent encore à la limite de la palissade et du parenchyme lacuneux (*d*), lequel est très réduit et comprend trois ou quatre rangées de cellules minces. L'épiderme inférieur (*i*), à cuticule lisse, porte des stomates enveloppés chacun d'une cellule annexe en U (fig. 19, II).

Dans le limbe de *M. ovata*, on trouve, au-dessous de l'épiderme supérieur à cuticule lisse, un tissu aquifère à quatre assises de cellules dont les dimensions vont en croissant régulièrement de la première rangée sous-épidermique à la dernière, la plus profondément située. Ce sont toutes des cellules à membrane cellulosique un peu épaissie, mais molle, plissée par suite de leur aplatissement dans le sens vertical. Les éléments de la rangée profonde sont larges, isodiamétriques. On trouve çà et là, dans ces cellules exodermiques, de gros amas de cristaux prismatiques d'oxalate de calcium.

L'assise palissadique sous-jacente se compose de longues cellules perpendiculaires au limbe, sept ou huit fois plus hautes que larges, et remplies de gros grains de chlorophylle. Cette palissade ainsi développée occupe tout le tiers moyen de l'épaisseur du limbe, et se retrouve, quoique réduite, dans la nervure médiane.

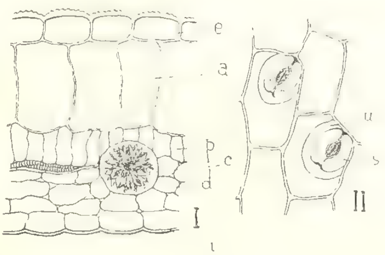


Fig. 19. — Limbe de la feuille de *M. matitanensis*. — I, coupe transversale du limbe : *e*, épiderme supérieur ; *i*, épiderme inférieur ; *a*, cellules aquifères en une seule assise ; *p*, palissade ; *d*, parenchyme lacuneux ; *c*, cellule à macle sphérique d'oxalate de calcium. — II, épiderme inférieur, vu de face, avec deux stomates ; *s*, stomate ; *u*, cellule annexe.

Le parenchyme lacuneux qui en occupe le tiers inférieur, jusqu'à l'épiderme inférieur à cuticule lisse, est formé de cellules un peu rameuses, sur six rangs, et laissant entre elles d'étroites lacunes.

A la limite de la palissade et du tissu lacuneux, et dans celui-ci même, sont de larges cellules arrondies et maclifères.

Le limbe du *M. masoalensis* peut être rapproché de celui de l'espèce précédente, mais avec quelques modifications. Les deux épidermes supérieur et inférieur n'ont leur cuticule striée que dans la nervure médiane. Entre eux on observe successivement : le tissu aquifère, qui s'étend sous l'épiderme supérieur, occupe un peu plus de la moitié de l'épaisseur du limbe et se compose de quatre rangées de cellules polygonales dont les dimensions sont encore croissantes de l'épiderme vers la profondeur; mais ces cellules ont d'une manière générale leurs membranes épaisses, ponctuées, et celles de la dernière rangée profonde sont presque toutes entièrement sclérifiées. Il faut ajouter que beaucoup des cellules de cet exoderme contiennent des amas de cristaux prismatiques.

L'assise palissadique est plus réduite que dans l'espèce précédente ; elle se compose de cellules quatre ou cinq fois plus hautes que larges.

Le parenchyme lacuneux a ses membranes cellulosiques épaissies ; mais les cellules maclifères ont la même disposition que chez le *M. ovata.*

Chez le *M. pachyphylla* les deux épidermes supérieur et inférieur du limbe ont leurs cellules prolongées en papilles coniques, comme dans l'épiderme de la tige. Sous l'épiderme supérieur s'étend le tissu aquifère qui occupe environ la moitié de l'épaisseur du limbe et comprend six ou sept assises de cellules. Les cinq ou six premières assises ont leurs membranes cellulosiques aplaties dans le sens vertical ; la dernière rangée, la plus profondément située, a, au contraire, des éléments plus larges d'abord et aussi pourvus de parois épaisses, sclérifiées, canaliculées, irrégulières, à contour sinueux sur les sections.

La palissade reste simple, à cellules minces, cinq ou six fois plus hautes que larges. Elle ne s'étend pas à la nervure médiane.

Le parenchyme lacuneux est formé entièrement de cellules à membrane cellulosique épaisse, disposées régulièrement en assises horizontales, ce qui donne à cette couche un aspect stratifié. Les lacunes y sont étroites et les cellules maclifères s'alignent en une rangée horizontale régulière à la partie inférieure, presque sous l'épiderme.

Bien des caractères de ce limbe du *M. pachyphylla* se retrouvent dans celui de *M. glomerata.* Dans cette dernière espèce, en effet, comme chez la précédente, le limbe a ses deux épidermes, supérieur et inférieur, papilleux ; les papilles formées par l'assise épidermique inférieure sont toutefois plus saillantes. Le tissu aquifère sous-jacent à l'épiderme supérieur occupe la moitié environ de l'épaisseur du limbe et comprend cinq assises de cellules. Les quatre premières assises, plus ou moins aplaties, ont leurs membranes exclusivement cellulosiques, mais épaisses et ponctuées ; elles renferment fréquemment des amas de cristaux prismatiques d'oxalate de calcium. Remarquons que parfois les cristaux sont fixés sur la membrane et semblent l'inscruster. Ces incrustations des membranes par l'oxalate de calcium, dont nous avons observé plusieurs exemples chez les Mélastomacées, mais qui ont été signalées dans beaucoup d'autres plantes par Karl Müller, sont dues, dans les exodermes des feuilles de certains *Medinilla* du moins, à des cristaux formés dans les cellules au voisinage immédiat des membranes et qui, par l'apposition interne de cellulose, se sont trouvés inclus dans celles-ci. Aussi de tels cristaux incrustés se retrouvent souvent dans la cinquième assise profonde du tissu aquifère de ce limbe de *M. glomerata*, laquelle se compose de grandes cellules, les unes à membrane cellulosique extrêmement épaisse faisant des saillies internes plus ou moins accentuées, ce qui permet de supposer que toute la paroi interne de ces cellules est revêtue de cellulose de réserve ; les autres, à membrane sclérifiée, canaliculée.

La palissade est encore formée ici, comme dans le *M. ovata*, de longues cellules perpendiculaires au limbe, sept à huit fois plus hautes que larges et remplies de gros grains de chlorophylle. Elle se retrouve, réduite, dans la nervure médiane.

Quant au parenchyme lacuneux, il a les mêmes caractères que dans le limbe de *M. pachyphylla*, c'est-à-dire qu'il se compose d'éléments à membrane cellulosique épaisse, laissant entre eux d'étroites lacunes et disposés en assises horizontales régulières, ce qui donne à cette couche un aspect stratifié. Les cellules maclifères sont réparties, d'une part à la limite de la palissade et du tissu lacuneux, et d'autre part à la partie inférieure de celui-ci.

La feuille du *M. rubrinervis* se distingue surtout par les caractères très particuliers de l'exoderme de son limbe. De ses deux épidermes, le supérieur seul est finement strié. Au-dessous de lui s'étend le tissu aquifère qui occupe environ la moitié de l'épaisseur du limbe et comprend trois ou quatre assises de cellules dont la dernière est constituée par de grands éléments deux ou trois fois plus hauts que larges.

Les membranes des cellules de cette dernière assise, comme d'ailleurs celles des rangées qui la précèdent, sont cellulosiques, mais pourvues de bandes d'épaississement formant un réseau dont les mailles ne sont pas autre chose que de larges ponctuations allongées, fusiformes, tantôt verticales, tantôt obliques, ou bien encore transversales. Sous-jacente à cet exoderme dont les parois profondes, épaisses, sont régulièrement convexes, s'étend une palissade simple, à cellules minces, six ou sept fois plus hautes que larges. Le parenchyme lacuneux, à membranes cellulosiques épaisses aussi, renferme de très nombreuses cellules maclifères, disséminées ou plus particulièrement localisées à la limite de la palissade et de la couche lacuneuse.

Dans toutes les espèces épidendres à tubercules que nous venons d'étudier, les cellules qui constituent le tissu aquifère du limbe de la feuille se sclérifient fréquemment, mais le tissu lacuneux reste constamment dépourvu de ces sclérites que nous avons signalées et décrites chez la plupart des *Medinilla* terrestres. C'est là une particularité qui, comme bien d'autres encore, ne peut guère s'expliquer par une influence du milieu, car elle s'observe chez des plantes récoltées dans des stations très diverses. Et cette action du milieu paraît moins probable encore quand on constate entre deux espèces, comme *M. glomerata* et *M. pachyphylla*, de remarquables analogies (épiderme papilleux, parenchyme lacuneux à membranes cellulosiques épaisses et à disposition stratifiée), alors que l'un de ces *Medinilla*, le *M. glomerata*, habite les bois littoraux, et l'autre, le *M. pachyphylla*, des bois situés à une altitude de 500 mètres. La palissade plus développée du *M. glomerata* indique seulement sans doute un éclairement plus intense de la plante du littoral.

Voici maintenant une série de *Medinilla* épidendres à tubercules qui vont nous présenter constamment dans le limbe de leur feuille, outre les éléments sclérifiés du tissu aquifère, des sclérites de formes et de dimensions diverses, situées dans la couche lacuneuse.

Un premier exemple de cette série nous est offert par le *M. longifila* (fig. 20), dont le limbe comprend : deux épidermes, dont le supérieur (*e*) a sa cuticule striée longitudinalement, comme dans la tige ; un tissu aquifère sous-jacent à l'épiderme supérieur, occupant environ la moitié de l'épaisseur du limbe et se composant de trois assises de cellules, dont les deux premières ont leurs éléments minces et plus ou mois aplatis, tandis que la dernière est formée de cellules (*as*) beaucoup plus larges, la plupart d'entre elles à membrane fortement épaissie, lignifiée, canaliculée, pourvue de courts prolongements qui s'insinuent fréquemment entre les éléments de la palissade; aussi, sur les sections, leur contour est-il souvent très irrégulier, sinueux. Certaines d'entre elles envoient même vers l'épiderme supérieur des prolongements assez développés pour aplatir et comprimer les deux premières assises exodermiques et soulever l'épiderme, ce qui détermine la production, sur la face supérieure de la feuille, de petites saillies coniques.

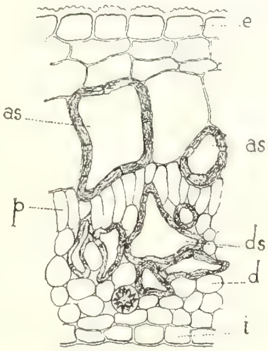


Fig. 20. — Coupe transversale du limbe de la feuille de *M. longifila*. — *e*, épiderme supérieur; *i*, épiderme inférieur; *as*, cellules sclérifiées de la couche aquifère; *p*, assise palissadique; *d*, parenchyme lacuneux : *ds*, sclérites de la couche lacuneuse.

La palissade (*p*) participe de l'irrégularité de la face profonde de l'exoderme. Interrompue fréquemment par de grandes cellules maclifères, elle est elle-même formée d'éléments à membrane mince, trois à quatre fois plus hauts que larges et assez lâchement unis entre eux. Quoique peu développée d'une manière générale, cette palissade se retrouve, un peu réduite, dans la nervure médiane.

Le tissu lacuneux (*d*), maclifère comme le parenchyme palissadique, contient, en outre de nombreuses sclérites (*ds*), à membranes moins épaisses sans doute que celles des éléments scléreux de l'exoderme, mais lignifiées, pourvues de prolongements irréguliers, qui parfois s'insinuent aussi entre les cellules dela palissade sus-jacente.

Dans le limbe du *M. macrophyma* (fig. 21 et 22), on trouve entre les deux épidermes, supérieur et inférieur (*e*, *i*), pourvus l'un et l'autre de stries cuticulaires longitudinales : un exoderme (*a*), qui occupe la moitié de l'épaisseur du limbe et comprend trois ou quatre rangs de cellules à membranes cellulosiques épaisses, surtout celles de l'assise profonde (fig. 22, *ac*), dont les parois primaires semblent revêtues intérieurement d'une couche apposée de cellulose de réserve, comme nous l'avons déjà constaté dans le *M. glomerata*; mais il n'y a pas d'éléments sclérifiés comme dans ce dernier.

La palissade (*p*) est simple, peu développée, interrompue par des cellules maclifères (*o*), comme chez le *M. longifila*. Mais le tissu lacuneux (*d*) montre, au milieu d'un parenchyme à membranes cellulosiques extrêmement épaisses, de grosses sclérites (*ds*), ramifiées horizontalement, à parois fortement lignifiées et canaliculées.

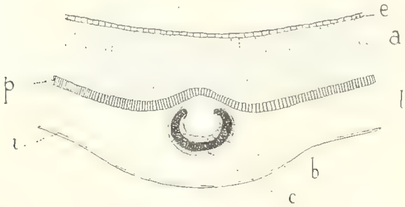


Fig. 21. — Coupe schématique du limbe de la feuille de *M. macrophyma*. — *e*, épiderme supérieur; *i*, épiderme inférieur; *a*, tissu aquifère; *p*, assise palissadique; *l*, parenchyme lacuneux; *c*, liber, et *b*, bois, avec tissu criblé péridesmique supraligneux, du faisceau de la méristèle médiane.

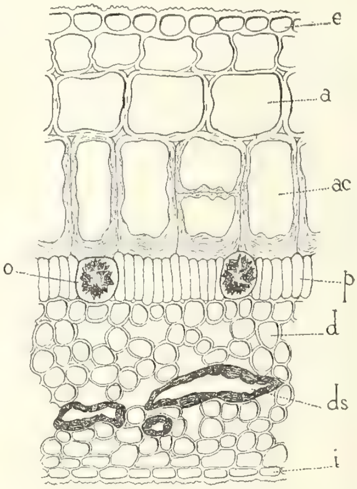


Fig. 22. — Coupe transversale du limbe de la feuille de *M. macrophyma*. — *e*, épiderme supérieur; *i*, épiderme inférieur; *a*, tissu aquifère; *ac*, cellules aquifères de l'assise profonde, à membranes cellulosiques épaisses; *p*, palissade; *d*, parenchyme lacuneux; *ds*, sclérites de la couche lacuneuse; *o*, cellule maclifère.

Le limbe de *M. rubrinervis* offre bien des caractères analogues. Entre les deux épidermes à cuticule striée longitudinalement, on observe un tissu aquifère très développé, occupant les deux tiers de l'épaisseur du limbe et comprenant cinq assises de cellules dont les plus larges sont, comme toujours, celles de la rangée profonde. Ces éléments exodermiques ont, pour la plupart, leur membrane cellulosique plus ou moins épaissie. Beaucoup d'entre eux cependant se sclérifient et sont à parois rigides. C'est ce qui a lieu surtout fréquemment dans l'assise profonde. Mais on voit aussi, dans les assises périphériques sous-épidermiques de l'exoderme, certaines cellules s'allonger plus ou moins verticalement, se sclérifier et prendre des parois rigides, alors que tous les éléments voisins, restés cellulosiques, s'aplatissent et s'affaissent. Il en résulte, au niveau de ces cellules sclérifiées et rigides, des soulèvements de l'épiderme, qui déterminent à la face supérieure de la feuille des proéminences coniques qui ne sont pas, comme on le voit, sans analogie avec celles déjà notées chez le *M. longifila.*

L'assise palissadique, simple, a ses cellules toutes minces, trois à quatre fois plus hautes que larges. Mais le tissu lacuneux diffère à peine de celui du *M. macrophyma* par son parenchyme à membranes cellulosiques épaisses et ses sclérites ramifiées. Les macles cristallines sont assez régulièrement distribuées en haut et en bas de la couche lacuneuse.

On peut rapprocher du limbe de l'espèce précédente celui de *M. quadrangularis.* Les deux épidermes sont : le supérieur à cuticule lisse, et l'inférieur à cuticule striée. Mais l'exoderme aquifère, qui occupe environ la moitié de l'épaisseur du limbe, se compose de quatre ou cinq assises cellulaires, la première à cellules fortement aplaties, la plus profonde, au contraire, à éléments larges, isodiamétriques. La plupart de ces cellules exodermiques ont leur membrane cellulosique épaissie ; mais celles de la rangée profonde ont souvent leurs parois sclérifiées, sinueuses, canaliculées. D'autre part, bon nombre d'éléments des assises sous-épidermiques sont également sclérifiés, mais sans jamais se développer de manière à produire des saillies à la face supérieure de la feuille.

L'assise palissadique est très développée, formée de longues cellules six à sept fois plus hautes que larges, étroitement unies entre elles latéralement. Elle se continue, réduite, dans la nervure médiane. On doit conclure encore ici à un éclairement particulièrement intense de la plante.

Le tissu lacuneux est relativement développé, avec ses douze ou quinze rangées cellulaires à membranes cellulosiques épaisses ; il contient de nombreuses sclérites disséminées.

Le *M. cacuminum*, qui se trouve à une altitude élevée, comme le *M. quadrangularis*, et qui lui est si voisin au point de vue morphologique, offre également, dans la structure du limbe, de grandes analogies avec cette dernière espèce. Le tissu aquifère occupe un peu plus de la moitié du limbe et comprend six rangées de cellules avec les mêmes particularités que dans le *M. quadrangularis*. La seule dissemblance réelle réside dans la palissade moins développée, composée de cellules minces seulement deux fois plus hautes que larges et non différenciée dans la nervure médiane.

Les trois *Medinilla* (*M. calcicrassa*, *M. ascendens* et *M. prostrata*) qui terminent la série se font remarquer par l'épaisseur de leur limbe, due surtout au grand développement du tissu aquifère.

Chez le *M. calcicrassa* les deux épidermes du limbe sont bien différents : les cellules épidermiques supérieures ont leur face cuticulaire bombée, saillante, lisse, sans être papilleuses ; l'épiderme inférieur a sa surface cuticulaire plus plane, mais striée longitudinalement. Le tissu aquifère occupe les deux tiers supérieurs de l'épaisseur du limbe, mais ne se compose que de trois assises cellulaires dont les deux premières, sous-épidermiques, sont plus ou moins aplaties, tandis que la dernière, profonde, a ses cellules larges, rectangulaires, trois fois plus hautes que larges. Tous ces éléments exodermiques ont leurs membranes cellulosiques, épaisses, à ponctuations allongées verticalement, en fentes. Seuls certains éléments de la seconde rangée et bon nombre de cellules de l'assise profonde ont leurs parois faiblement sclérifiées et rigides. De plus, bon nombre de cellules contiennent des amas de cristaux prismatiques d'oxalate de calcium, avec parfois des incrustations dans la membrane.

La palissade est simple, à cellules minces, trois ou quatre fois plus hautes que larges.

Le tissu lacuneux, qui représente à peine le tiers de l'épaisseur du limbe et comprend quatre ou cinq assises cellulaires, se compose d'un parenchyme à membranes cellulosiques épaisses et renferme dans sa partie moyenne une rangée presque continue de sclérites ramifiées horizontalement et à parois fortement sclérifiées et canaliculées.

Le limbe de la feuille du *M. ascendens* est plus coriace et plus épais que dans l'espèce précédente. Les deux épidermes, supérieur et inférieur, ont leurs cellules à cuticule épaisse, pourvue de grosses stries longitudinales saillantes. Le tissu aquifère sous-jacent à l'épiderme supérieur occupe au moins les deux tiers de l'épaisseur du limbe et se compose de six assises de cellules, polygonales dans les cinq premières rangées, rectangulaires et hautes dans la dernière rangée profonde. Toutes ces assises exodermiques ont leurs membranes cellulosiques, épaisses, à ponctuations fines, mais allongées, fusiformes. On y constate çà et là quelques amas de cristaux prismatiques. Remarquons que cet exoderme, si développé dans le limbe, se retrouve presque sans réduction au niveau de la nervure médiane. Mais dans celle-ci on n'observe plus, comme assise différenciée, la palissade qui, par contre, dans le limbe, est formée d'une rangée de cellules minces, trois à quatre fois plus hautes que larges, interrompue fréquemment par de larges cellules arrondies maclifères.

Le tissu lacuneux renferme de nombreuses sclérites qui toutes sont localisées dans sa partie inférieure, tandis que la région lacuneuse supérieure est constituée par des cellules minces, plus ou moins rameuses, avec des macles disséminées. Les sclérites ramifiées, fortement sclérifiées et canaliculées, forment dans la région inférieure du tissu lacuneux une couche continue, de plusieurs rangs, presque sous l'épiderme inférieur : elle n'en est séparée que par une assise parenchymateuse dont presque tous les éléments sont maclifères.

Enfin nous arrivons à la feuille du *M. prostrata* dont les particularités anatomiques sont telles qu'elles font différer cette espèce de tous les *Medinilla* de la série des épidendres à tubercules — à laquelle elle appartient pourtant sans conteste par ses racines tubérisées qui ont pu être étudiées — et la rapprochent du groupe précédent, celui des *Medinilla* terrestres, où, nous le savons déjà, le *M. sedifolia* et le *M. cordifera*, par leur port, offrent une grande ressemblance avec elle. Mais ces affinités s'affirment encore par la feuille qui, dans le *M. prostrata*, sans être charnue comme dans ces deux dernières espèces, est crassulescente. Une première particularité intéressante de cette feuille de *M. prostrata*, c'est que, contrairement aux autres espèces, qui sont glabres, ses deux épidermes, supérieur et inférieur, portent des poils tecteurs, semblables à ceux que nous avons décrits dans la tige. Plus nombreux toutefois sur l'épiderme inférieur, ces poils sont longuement coniques, pluricellulaires, unisériés, plus ou moins sclérifiés, avec de petites stries cuticulaires, longitudinales.

Le tissu aquifère sous-jacent à l'épiderme supérieur occupe les trois quarts de l'épaisseur du limbe. Il se compose de sept à huit assises de cellules qui, dans les feuilles jeunes, sont toutes d'abord polygonales avec des membranes cellulosiques minces. Mais dans les feuilles plus âgées beaucoup de ces cellules épaississent et sclérifient leur membrane. De plus, la dernière assise profonde se différencie; elle allonge perpendiculairement au limbe ses éléments qui, pour la plupart, épaississent aussi et lignifient leurs membranes, en prenant un contour régulier.

La palissade, à son tour, offre des caractères particuliers. D'une manière générale, elle se compose d'une assise de cellules quatre fois plus hautes que larges, qui se retrouve presque sans réduction au niveau de la nervure médiane. Mais, dans le limbe, les cellules palissadiques sont souvent cloisonnées transversalement. De plus, beaucoup de ces éléments de la palissade épaississent et sclérifient leur membrane, et se différencient, en un mot, en *sclérites palissadiques* que nous avons déjà rencontrées chez un certain nombre d'espèces de la section des *Medinilla* terrestres, mais que nous observons pour la première fois parmi les *Medinilla* de la section des épidendres à tubercules.

Outre ces sclérites palissadiques, on trouve dans la partie moyenne du tissu lacuneux une véritable couche de deux ou trois rangées de ces grosses sclérites ramifiées, à membrane très épaisse, lignifiée, canaliculée, semblables à celles de toutes les espèces précédentes. Au-dessous de cette zone à sclérites, et presque sous l'épiderme inférieur, s'aligne une série horizontale assez régulière de cellules maclifères.

§ 2. — Espèces épidendres sans tubercules.

Cette série comprend dix espèces. Chez toutes, la feuille a pu être étudiée; mais chez huit seulement d'entre elles, l'état de conservation de la tige a pu en permettre une étude complète.

TIGE.

Les huit *Medinilla* dont il va être question ont été récoltés à des altitudes diverses depuis 200 jusqu'à 1 400 mètres. Mais comme il ne nous paraît point qu'ici — non plus que dans les groupes précédents — cette diversité des stations ait la moindre influence sur les variations de la structure caulinaire de ces plantes, nous allons, pour abréger les descriptions, les rapprocher d'après les analogies les plus apparentes de leur tige. Celle-ci, du reste, ne diffère en rien, au point de vue de ses caractères généraux, des espèces constituant les deux précédentes séries.

Voici d'abord deux petits arbustes épidendres rencontrés : l'un, le *M. campanulata*, à 300 mètres d'altitude ; l'autre, le *M. flagellifera*, à 200 mètres. Tous deux ont une tige tétragone à angles très saillants, prolongés en ailes. Les quatre ailes de la tige de *M. flagellifera* sont pourtant plus longues et à bords plus aigus. Aussi observe-t-on chez cette espèce, tout comme dans le *M. masoalensis*, à la base des ailes, la formation de péridermes partiels profonds qui entraînent la mortification et l'exfoliation des ailes, de telle sorte que, nettement quadrangulaire dans ses entre-nœuds supérieurs, la tige s'arrondit graduellement vers sa base. Ces deux espèces, dont l'épiderme est pourvu de stries cuticulaires longitudinales, ont les caractères généraux caulinaires de *M. masoalensis*. Mais il y a des différences importantes. D'abord la zone périmédullaire différenciée, en dedans des faisceaux ligneux, dans les proéminences qu'elle forme à ce niveau, des vaisseaux annelés associés aux fascicules criblés qui, comme toujours, occupent le bord interne de la bande périmédullaire. Ces vaisseaux sont d'ailleurs semblables à ceux du gros faisceau cribro-vasculaire qui, aussi bien dans le *M. campanulata* que dans le *M. flagellifera*, occupe la région centrale de la moelle. Et c'est là une remarquable dissemblance avec le *M. masoalensis* qui ne nous a offert, dans sa moelle, qu'un petit faisceau criblé. Cependant le faisceau cribro-vasculaire médullaire du *M. flagellifera*, ne contient qu'un seul groupe vasculaire, tandis que celui du *M. campanulata* en renferme plusieurs. Ce qui semble indiquer qu'il y a, dans cette espèce, réunion de plusieurs faisceaux cribro-vasculaires médullaires, issus de la zone périmédullaire et qui s'en séparent au niveau des coins proéminents qu'elle forme en dedans des faisceaux ligneux, où d'ailleurs, nous l'avons dit, se différencient à la fois des vaisseaux et des îlots criblés, c'est-à-dire tous les éléments conducteurs constituants des faisceaux médullaires.

De la tige du *M. campanulata* il faut rapprocher encore celle du *M. basaltarum*. Chez ce dernier la tige est tétragone, à angles peu saillants, mais aigus, et à faces légèrement convexes; elle offre dans la moelle un gros faisceau cribro-vasculaire renfermant, au milieu d'un abondant tissu criblé, plusieurs groupes de vaisseaux semblables à ceux que l'on trouve, comme dans l'espèce précédente, différenciés dans les masses intraligneuses de la zone périmédullaire.

Dans les trois *Medinilla* suivants, que nous rapprocherons, les entre-nœuds supérieurs présentent des sillons latéraux plus ou moins marqués, lesquels s'effacent progressivement vers la base de la tige qui prend peu à peu une forme arrondie. De plus, ces trois plantes contiennent diverses substances de réserve, amidon, cellulose, tanin. Ce sont : le *M. micrantha*, *M. pendens*, et le *M. andasibeensis*.

Le *M. micrantha* est un petit arbuste rameux, épidendre mais non tubéreux, rencontré à 1200 mètres d'altitude sur le tronc des arbres. La structure de la tige (fig. 23, I), étudiée dans le second et le troisième entre-nœud, peut être brièvement résumée : épiderme à cuticule striée (*e*); périderme sous-épidermique (*s*), avec assises subéreuses externes déjà fortement épaissies; écorce (*c*) à petits groupes de cellules scléreuses et macles cristallines; endoderme bien différencié, avec cadres subérisés; anneau libéro-ligneux elliptique, d'épaisseur inégale, plus épais et plus vasculaire à l'une des extrémités de l'ellipse; zone criblée périmédullaire à peu près continue, mais plus large en dedans des faisceaux ligneux (*fp*) qui occupent les deux extrémités de l'ellipse; la moelle parenchymateuse offre vers son centre un faisceau cribro-vasculaire (*m*) aplati et allongé perpendiculairement au grand axe de l'ellipse.

L'écorce et la moelle sont remplies d'amidon.

Dès le cinquième entre-nœud et jusqu'à la base des rameaux étudiés, qui mesure 4 millimètres de diamètre, la tige est arrondie (fig. 23, II), mais conserve à peu près les mêmes caractères que plus haut. Le liège (*s*) est devenu plus épais, et a ses assises périphériques sclérifiées. L'écorce (*c*), toujours amylifère, se termine par un endoderme cloisonné radialement, mais encore caractérisé par ses cadres subérisés. L'anneau libéro-ligneux s'est beaucoup épaissi, et le bois secondaire (*b*) renferme un grand nombre de ces fibres à revêtement cellulosique interne déjà signalées précédemment. La moelle est très réduite, parenchymateuse, toujours remplie d'amidon, et offre constamment vers son centre un faisceau cribro-vasculaire à section anguleuse ou arrondie.

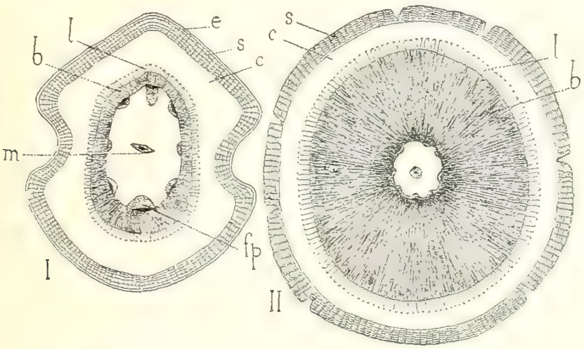


Fig. 23. — Coupes schématiques de la tige de *M. micrantha*. — I, entre-nœud supérieur : *e*, épiderme ; *s*, liège ; *e*, écorce ; *l*, liber ; *b*, bois ; *fp*, faisceau ligneux primaire auquel correspond une masse saillante de la zone criblée périmédullaire ; *m*, faisceau cribro-vasculaire de la moelle. — II, entre-nœud inférieur : les lettres ont même signification que précédemment.

Le *M. micrantha*, qui conserve ainsi son faisceau médullaire dans tous les entre-nœuds et en dépit de la réduction de la moelle, peut donc être considéré comme une espèce essentiellement myélodesme.

Il en est tout autrement des deux autres espèces que nous lui comparons à d'autres égards et qui sont absolument adesmes. Le *M. pendens*, provenant d'une altitude de 700 mètres, offre en effet, dans ses entre-nœuds supérieurs, deux larges sillons qui, sur les sections transversales, apparaissent comme des dépressions latérales et opposées (fig. 24, I). La structure de ces extrémités des rameaux est la suivante : un épiderme à cuticule striée (*e*); un liège (*s*) à larges cellules rectangulaires avec épaississements arqués internes; écorce collenchymatoïde (*c*) avec petits groupes ou nodules scléreux (*n*) et cellules maclifères ; endoderme caractérisé par des cadres subérisés ou des éléments sclérifiés; anneau libéro-ligneux elliptique; zone criblée périmédullaire (*p*) continue formant, comme d'ordinaire, deux coins poéminents dans la moelle, en face des faisceaux ligneux (*fp*) groupés aux deux extrémités de l'ellipse; moelle contenant de nombreux nodules scléreux (*m*), mais dépourvue de tout faisceau, c'est-à-dire complètement adesme. Et elle reste adesme jusque dans les entre-nœuds inférieurs (fig. 24, II), dont les sillons se sont peu à peu effacés, et où les seules modifications constatées sont les suivantes : anneau libéro-ligneux plus épais, avec un liber (*l*) très réduit mais rempli de macles cristallines et de fibres, et une couche ligneuse secondaire (*b*) où s'observent de larges îlots de fibres à parois sclérifiées extérieurement et pourvues d'une épaisse lame cellulosique interne.

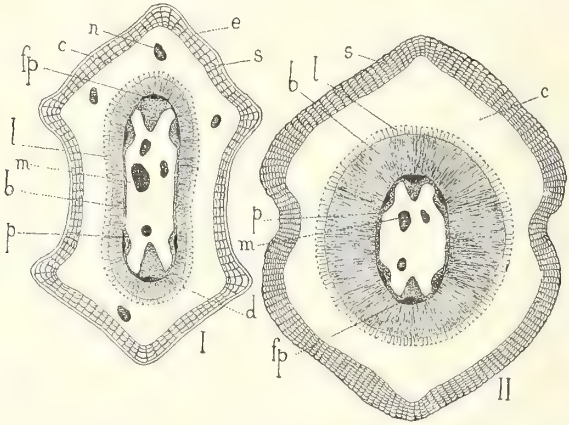


Fig. 24. — Coupes transversales schématiques de la tige de *M. pendens*. — I, entre-nœud supérieur. — II, entre-nœud inférieur. — *e*, épiderme ; *s*, liège ; *c*, écorce ; *n*, nodule scléreux cortical ; *l*, liber ; *b*, bois ; *p*, zone périmédullaire ; *fp*, faisceau ligneux primaire et saillie de la zone périmédullaire qui lui correspond ; *m*, nodule scléreux médullaire.

Le *M. andasibeensis*, épidendre qui habite les cimes à bruyères de la forêt d'Andasibé, à 1400 mètres d'altitude, présente encore deux sillons longitudinaux profonds et opposés dans les entre-nœuds supérieurs de la tige dont la forme générale est quadrangulaire. Les caractères de cette tige sont les suivants : épiderme à cuticule lisse ; liège sous-épidermique avec cellules subéreuses minces; écorce large, collenchymatoïde, où sont disséminés des groupes scléreux et des cellules maclifères ; endoderme à cadres subérisés peu différenciés : à la face interne de l'anneau libéro-ligneux elliptique s'étend une zone criblée périmédullaire continue très élargie aux deux extrémités de l'ellipse, en dedans des faisceaux ligneux, et différenciant à ces deux niveaux, outre des fascicules criblés internes, et en dehors d'eux, des vaisseaux et des fibres. Mais la moelle, qui contient de gros nodules scléreux, est adesme, et elle reste adesme dans les entre-nœuds inférieurs des rameaux, où, comme dans l'espèce précédente, on voit se multiplier, dans le liber, des fibres et des macles cristallines, et, dans la couche ligneuse secondaire, des fibres à lames cellulosiques internes.

Cependant toute la tige, dans cette espèce, possède un contenu cellulaire abondant. Dans le premier entre-nœud, l'écorce et la moelle sont remplies d'un tanin finement granuleux que le perchlorure de fer colore en brun plus ou moins foncé. Dans la partie inférieure de la tige, de trois millimètres de diamètre, on trouve à la fois de l'amidon et du tanin dans l'écorce et la moelle. La plupart des cellules de ces deux régions sont simplement amylifères; mais souvent aussi elles renferment en même temps du tanin et de l'amidon, et, dans ce cas, les grains d'amidon forment un revêtement pariétal, intraprotoplasmique, tandis que le tanin paraît contenu dans une grande vacuole centrale. De plus, le tanin est localisé dans un véritable appareil particulier, que nous connaissons déjà, constitué par deux réseaux de cellules tannifères libériennes et périmédullaires, mis en communication par les rayons secondaires également tannifères. Le tanin prend encore, dans cette espèce, les caractères d'une substance de réserve.

Le *Medinilla triangularis*, épidendre non tubéreux recueilli à 200 mètres d'altitude, est encore une espèce dont la tige offre une moelle très large, mais complètement adesme. Certaines particularités de cette tige méritent, en outre, de retenir l'attention. Protégée extérieurement par un liège à larges cellules rectangulaires, avec épaississements arqués internes, cette tige arrondie comprend, en dedans de son anneau ligneux secondaire, deux groupes diamétralement opposés de cinq faisceaux chacun. En dedans d'eux, la zone criblée périmédullaire, d'ailleurs continue, forme autant de coins proéminant dans la moelle. Dans chacune des deux proéminences de la zone périmédullaire qui correspondent aux faisceaux médians des deux groupes, se sont différenciés, en dehors des îlots criblés internes, un groupe vasculaire, formé de deux ou plusieurs vaisseaux annelés accompagnés de quelques fibres. Il y a donc, en dedans de chacun de ces deux faisceaux ligneux normaux et médians, et cheminant parallèlement à lui, un vaisceau cribro-vasculaire, d'origine exclusivement périmédullaire, qui reste dans cette zone périphérique de la moelle, mais ne passe pas dans celle-ci. La moelle reste donc adesme et ne contient, comme l'écorce, que des macles cristallines et des nodules scléreux qui, comme à l'ordinaire, deviennent plus nombreux au voisinage des nœuds.

Enfin la tige du *Medinilla angustifolia*, dont nous n'avons pu étudier que le quatrième entre-nœud, semble présenter une structure analogue, en ce sens qu'elle est adesme ; mais la zone périmédullaire, qui circonscrivait une moelle réduite, était très étroite et exclusivement criblée.

Feuille.

Les caractères généraux de la structure de la feuille sont les mêmes que dans les deux sections précédentes. Nous allons donc nous borner, pour les espèces qui composent la présente section, à une étude comparative mais succincte des particularités du limbe foliaire, en partant, comme nous l'avons déjà fait pour la série précédente, des cas les plus simples pour aboutir aux cas les plus complexes.

En procédant ainsi, nous décrirons tout d'abord le limbe du *M. ambrensis*, dont l'épaisseur totale est d'environ de $0^{mm},05$. Sous l'épiderme supérieur, dont la cuticule est striée, de même du reste que celle de l'épiderme inférieur, on observe un tissu aquifère remarquablement développé, puisqu'il occupe les deux tiers de l'épaisseur du limbe et comprend trois assises cellulaires à membranes cellulosiques minces, plissées ; la dernière assise profonde étant, comme d'ordinaire, formée de cellules rectangulaires plus hautes que larges. La palissade simple, à cellules deux à trois fois plus hautes que larges, se continue, réduite, dans la nervure médiane. Le parenchyme lacuneux offre, disséminées, de grandes cellules maclifères.

Dans le limbe de *M. micrantha* (fig. 25), on trouve une structure analogue, sauf deux modifications : l'épiderme supérieur a toutes ses cellules prolongées en papilles brièvement coniques (*e*); d'autre part, le tissu aquifère, qui occupe environ la moitié de l'épaisseur du limbe, avec trois assises cellulaires, présente une sclérification totale de beaucoup de ses cellules (*a*), dont les parois sont alors épaissies, lignifiées, ponctuées, tout en conservant une forme régulièrement rectangulaire.

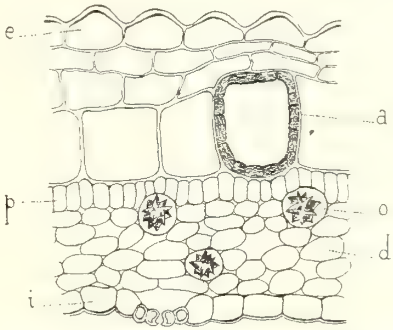


Fig. 25. — Coupe transversale du limbe de la feuille de *M. micrantha*. — *e*, épiderme supérieur ; *a*, cellule sclérifiée de la couche aquifère ; *p*, assise palissadique ; *d*, parenchyme lacuneux ; *o*, cellule maclifère ; *i*, épiderme inférieur, avec un stomate.

Le *M. triangularis* va nous offrir un type de structure foliaire qui a une grande analogie avec celui déjà décrit pour quelques espèces de la série précédente (*M. pachyphylla*, *M. glomerata*), alors que ces plantes ont des caractères anatomiques caulinaires très différents. Quoi qu'il en soit, les épidermes, supérieur et inférieur, du limbe foliaire de *M. triangularis*, ont leur cuticule striée longitudinalement ; sous l'épiderme supérieur, s'étend un tissu aquifère qui occupe environ la moitié de l'épaisseur du limbe et se compose de cinq ou six assises cellulaires à membranes cellulosiques, aplaties ou plissées. La palissade est simple, à cellules à peine trois fois plus hautes que larges. Le parenchyme lacuneux — et c'est là où réside la principale analogie indiquée — est formé de cellules à membranes cellulosiques épaisses, disposées en assises horizontales régulières, ce qui donne à cette région un aspect stratifié. Il faut ajouter que les cellules maclifères sont localisées d'une part à la limite de la palissade et de la couche lacuneuse, et d'autre part dans la partie inférieure de celle-ci.

Dans les espèces précédentes on constate la sclérification assez fréquente des cellules du tissu aquifère, de celles surtout de son assise profonde. Mais la palissade et le tissu lacuneux restent parenchymateux.

Voici maintenant un groupe de ces *Medinilla* épidendres sans tubercules qui, comme dans certaines espèces des précédentes séries, possèdent, avec ou sans éléments sclérifiés exodermiques, des sclérites dans leur tissu lacuneux.

C'est d'abord le *M. andasibeensis*, dont le limbe est aussi caractérisé par son épiderme supérieur papilleux, de même que par la sclérification de beaucoup des cellules de la rangée profonde de son tissu aquifère. Celui-ci, qui occupe environ la moitié de l'épaisseur du limbe, se compose de quatre assises cellulaires. De plus la palissade est formée de cellules très allongées verticalement, sept à huit fois plus hautes que larges, fréquemment divisées par des cloisons transversales. Enfin, le parenchyme lacuneux, maclifère, renferme çà et là quelques sclérites ramifiées horizontalement et se termine inférieurement par une rangée de cellules rectangulaires, dressées perpendiculairement à l'épiderme correspondant, ayant, en un mot, des caractères palissadiformes. Il en résulte que cette feuille de *M. andasibeensis* a, dans une certaine mesure, une structure subcentrique, qui peut s'expliquer, ainsi d'ailleurs que les cloisonnements multiples de la palissade supérieure, par l'éclairement intense auquel est soumise la plante sur les cimes à bruyères où elle se tient.

Le limbe de *M. angustifolia*, dont la minceur est comparable à celui de *M. ambrensis*, décrit plus haut, en diffère précisément surtout par le caractère constitué par les sclérites de la couche lacuneuse. Dans cette espèce, seul l'épiderme inférieur de la feuille a sa cuticule pourvue de stries longitudinales saillantes. Sous l'épiderme supérieur s'étend un tissu aquifère qui occupe environ la moitié de l'épaisseur du limbe et comprend trois assises cellulaires à membranes cellulosiques, mais dont la plus profondément située est formée de cellules rectangulaires, notablement plus larges que les précédentes, avec des parois toujours cellulosiques, mais plus épaisses. L'assise palissadique est simple, avec des cellules trois à quatre fois plus hautes que larges. Le tissu lacuneux offre des sclérites disséminées, mais ramifiées, à membrane extrêmement épaisse et fortement lignifiée. De plus, aussi bien dans la palissade que dans la couche lacuneuse sont de larges cellules cristalligènes arrondies, renfermant chacune une volumineuse macle sphérique.

Le limbe du *M. basaltarum* a ses deux épidermes légèrement papilleux, surtout au niveau de la nervure médiane. Le tissu aquifère sous-jacent à l'épiderme supérieur comprend trois assises et occupe la moitié de l'épaisseur du limbe ; il est en grande partie cellulosique, mais dans sa rangée profonde s'observent des cellules qui ont pris des dimensions considérables, tout en se scléritiant, de telle sorte que, par leur développement, elles compriment les deux assises exodermiques extérieures et soulèvent l'épiderme supérieur. L'assise palissadique est formée de cellules minces, à membranes un peu plissées, quatre à cinq fois plus hautes que larges. Le parenchyme lacuneux maclifère renferme de petites sclérites disséminées dans sa région moyenne.

Le *M. campanulata* et le *M. vohiparensis* dont les tiges sont quadrangulaires, avec des angles saillants prolongés en ailes, ont aussi, dans la structure de leur limbe, des caractères analogues. Chez tous deux, les épidermes foliaires ont leur cuticule lisse ; le tissu aquifère sous-jacent à l'épiderme supérieur occupe la moitié de l'épaisseur du limbe et comprend trois assises cellulaires dont la plus profonde est formée de grandes cellules rectangulaires, deux ou trois fois plus hautes que larges, à parois épaisses, parfois scléritiées et rigides, pourvues de ponctuations allongées, en fentes verticales. L'assise palissadique est simple, à cellules deux ou trois fois plus hautes que larges.

Dans la couche lacuneuse enfin sont de nombreuses macles sphériques et des sclérites ramifiées et disséminées, qui, toutefois, chez le *M. vohiparensis*, se trouvent dans la région moyenne, et, chez le *M. campanulata*, dans la partie inférieure du tissu lacuneux.

Avec sa tige quadrangulaire et ailée, comme nous l'avons vu, le *M. flagellifera* se rapproche des deux précédents, et surtout de *M. campanulata*, par l'analogie remarquable des caractères caulinaires. Bien qu'avec des dissemblances frappantes, la structure du limbe foliaire confirme, en somme, ces affinités. Des deux épidermes de la feuille de *M. flagellifera*, l'inférieur seul a sa cuticule striée. Son tissu aquifère, sous-jacent à l'épiderme supérieur, occupe un peu plus de la moitié de l'épaisseur du limbe, avec, comme dans les deux espèces précédentes, trois assises cellulaires, dont la plus profondément située est formée de hautes cellules rectangulaires pourvues de parois épaisses, rigides, à ponctuations verticales, longuement fusiformes. Certaines de ces cellules exodermiques contiennent de gros amas de cristaux prismatiques d'oxalate de calcium, parfois incrustés dans la paroi. La palissade est simple. à cellules deux à trois fois plus hautes que larges. Les sclérites, très nombreuses dans la partie supérieure de la couche lacuneuse, sont ramifiées; leurs branches de ramification sont tubuleuses, larges, à parois lignifiées, rigides, munies de ponctuations allongées, de telle sorte que leurs sections transversales sont régulièrement circulaires, annulaires.

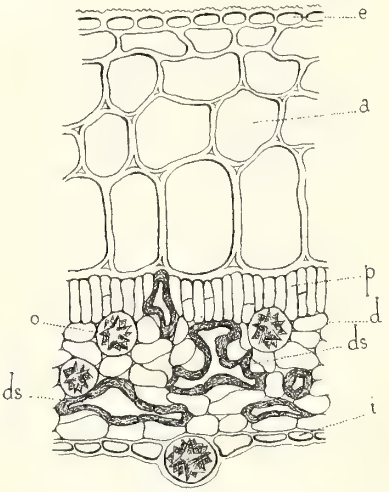


Fig. 26. — Coupe transversale du limbe de la feuille de *M. pendens.* — *e*, épiderme supérieur ; *i*, épiderme inférieur ; *a*, tissu aquifère ; *p*, assise palissadique avec une sclérite ; *d*, parenchyme lacuneux ; *ds*, sclérites de la couche lacuneuse ; *o*, cellule à macle cristalline.

De tous les *Medinilla* que nous avons étudiés, le *M. flagellifera* est le seul possédant cette forme particulière de sclérites.

Reste enfin le *M. pendens*, dont le limbe diffère de celui de toutes les espèces épidendres et présente, par contre, un caractère que nous n'avons observé que parmi les espèces terrestres : c'est la présence de sclérites à la fois dans la palissade et dans la couche lacuneuse. La structure du limbe de ce *M. pendens* est donc la suivante (fig. 26) : les deux épidermes (*e*, *i*) ont leur cuticule striée ; sous l'épiderme supérieur s'étend le tissu aquifère (*a*), formé de quatre assises de cellules à membranes cellulosiques épaisses et dont le diamètre va croissant depuis l'épiderme vers la profondeur. La palissade (*p*) a des cellules quatre à cinq fois plus hautes que larges, souvent cloisonnées transversalement, et dont bon nombre se sclérifient après s'être allongées et avoir pris un contour irrégulier. Ce sont les sclérites palissadiques. Dans le tissu lacuneux (*d*) s'observent également de grosses sclérites ramifiées (*ds*) à parois fortement lignifiées et canaliculées, comme les précédentes. De plus, la couche lacuneuse renferme de larges cellules maclifères (*o*). Plus rarement on voit dans certaines cellules élargies de l'épiderme inférieur (*i*) de ces mêmes macles cristallines parfois volumineuses, comme celle que nous avons figurée.

RÉSUMÉ CRITIQUE ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Des descriptions précédentes se dégagent nettement les caractères essentiels de la structure de l'appareil végétatif des *Medinilla*. Afin de bien les mettre en évidence, nous allons les réunir dans un résumé concis.

En envisageant dans son ensemble cette organisation des *Medinilla*, il convient tout d'abord de faire les remarques suivantes. Toutes ces plantes, nous l'avons vu, ont des conditions de vie bien différentes, les unes étant terrestres et les autres épiphytes; d'autre part, elles ont été rencontrées dans des stations variées et à des altitudes diverses, depuis les bois littoraux et les dunes basses jusqu'à des cimes de 2000 mètres. Et pourtant il nous semble bien que les variations anatomiques constatées, soit dans la tige, soit même dans la feuille de ces *Medinilla*, ne correspondent nullement à la diversité des conditions de vie ou de milieu. Dans la plupart des cas, la cause de ces variations de structure est restée pour nous sans explication possible ; parfois elle paraît tout accidentelle, comme l'éclairement relativement intense de la plante ou le degré d'humidité de la localité. D'un autre côté, parmi les espèces épidendres, nous avons distingué celles qui sont dépourvues de tubercules et celles qui, au contraire, et en plus grand nombre du reste, portent normalement des racines tubérisées plus ou moins volumineuses. Pourquoi des espèces d'un même genre, également épiphytes et de même habitat, ont-elles les unes des tubercules, tandis que d'autres en sont privées? C'est là encore un fait difficilement explicable. Il nous avait semblé du moins logique d'admettre que les espèces munies de tubercules étaient mieux ou plus complètement adaptées à l'épiphytisme, et que cette adaptation particulière devait se traduire par une structure assez différente de celle des autres *Medinilla* épidendres et, à plus forte raison, de celle des espèces terrestres. Or il n'en est rien. La tubérisation de la base de la tige ou des racines paraît bien être un caractère d'adaptation à la vie épiphyte; mais elle n'entraîne pas de modifications anatomiques bien sensibles dans le reste de l'appareil végétatif.

Les caractères généraux de l'organisation de tous ces *Medinilla*, surtout ceux de la feuille, sont en conséquence assez constants pour qu'on puisse, au moins dans une large mesure, les considérer comme distinctifs du genre; et les variations ou modifications que l'on observe ne sont, semble-t-il, nullement sous la dépendance du genre de vie, épiphyte ou terrestre, ou des conditions de milieu, de station, d'altitude surtout, dont l'influence est parfois si manifeste sur la structure des plantes.

Il est donc possible — sans qu'il y ait lieu de rien affirmer encore — que les *Medinilla* et sans doute les Mélastomacées, d'une manière générale, tout en étant susceptibles de s'adapter à des modes de vie différents et à des milieux variés, soient des plantes d'une plasticité assez faible. La diversité des conditions extérieures n'entraînerait chez elles que des réactions modérées et des modifications, tant morphologiques qu'anatomiques, relativement restreintes. Ce serait, en conséquence, un groupe végétal, dans lequel certains caractères — génériques, tout au moins — bien choisis parmi les plus constants, pourraient utilement servir à la classification.

C'est précisément le cas pour les *Medinilla* malgaches; et c'est ce qu'il importe de bien mettre en lumière.

Après ces quelques considérations nécessaires, résumons donc succinctement les caractères des membres étudiés dans ces espèces malgaches : tige, racine tubérisée et feuille.

Tige. — Au point de vue de la morphologie générale, notons la grande fréquence, chez les *Medinilla*, des tiges tétragones, au moins dans les entre-nœuds supérieurs, car presque toujours elles s'arrondissent graduellement dans les entre-nœuds successifs jusqu'à leur base. Parfois les tiges ou rameaux sont, vers leurs extrémités, simplement et plus ou moins régulièrement tétragones, à angles arrondis, obtus (*M. ovata*, *M. glomerata*, *M. rubrinervis*, *M. cymosa*). D'autres fois, les entre-nœuds extrêmes, tétragones, sont creusés de deux sillons latéraux parcourant deux des faces opposées, et qui, sur les coupes transversales apparaissent comme deux dépressions plus ou moins profondes, à bords parfois anguleux et saillants ; dans ce cas, les deux autres faces opposées, qui correspondent à l'insertion des feuilles au nœud immédiatement supérieur, sont convexes (*M. micrantha*, *M. andasibeensis*, *M. pendens*, *M. andrarangensis*, *M. longifila*, *M. calcicrassa*...). D'autres fois encore, ces tiges tétragones ont, dans les premiers entre-nœuds, leurs angles plus ou moins saillants, quelquefois même prolongés en ailes à bords obtus ou aigus (*M. ericarum*, *M. quartzitarum*, *M. campanulata*, *M. cohiparensis*, *M. flagellifera*, *M. quadrangularis*, *M. cacuminum*, *M. masoalensis*).

Cependant il est un certain nombre d'espèces dont les tiges ne sont pas anguleuses et offrent, dès leurs entre-nœuds extrêmes, des sections elliptiques ou arrondies (*M. pachyphylla*, *M. macrophyma*, *M. tuberosa*, *M. ascendens*, *M. uncidens*, *M. sedifolia*, *M. cordifera*...).

Tous les *Medinilla* que nous avons étudiés sont glabres, sauf le *M. prostrata*, petite espèce épidendre à racines tubérisées, qui offre, du moins dans ses premiers entre-nœuds, deux sortes de poils : de très nombreux poils tecteurs, longuement coniques, pluricellulaires, unisériés, à surface striée, et des poils courts, capités, glanduleux, qui paraissent beaucoup plus rares.

Le périderme est constamment sous-épidermique, ou, en un mot, exodermique. Le liège offre fréquemment un caractère particulier : ses cellules sont rectangulaires, larges, et beaucoup d'entre elles ont leur membrane interne pourvue d'un épaississement sclérifié et arqué, sur les sections transversales, mais, en réalité, cupuliforme (*M. sedifolia*, *M. cordifera*, *M. prostrata*, *M. ovata*, *M. calcicrassa*, *M. triangularis*, *M. flagellifera*, *M. pendens*). Plus rarement la couche subéreuse présente une sclérification totale de ses assises périphériques (*M. ericarum*... . Dans quelques espèces à tiges ailées, enfin, il se forme de petits péridermes corticaux partiels, profonds, à la base des ailes; celles-ci se mortifiant et s'exfoliant en dehors de ces arcs péridermiques, la tige s'arrondit progressivement (*M. masoalensis*, *M. campanulata*).

D'une manière générale, l'écorce est parenchymateuse, avec des cellules cristalligènes dissiminées et plus ou moins nombreuses, contenant chacune une macle sphérique d'oxalate de calcium. Mais on voit d'importantes modifications se produire dans cette région, suivant les espèces et aux divers niveaux de la tige d'une même espèce. Tout d'abord, dans la plupart de ces *Medinilla*, aussi bien terrestres qu'épidendres, l'écorce de la tige, particulièrement dans les entre-nœuds supérieurs, a des membranes cellulosiques épaisses; elle est, en un mot, collenchymatoïde. C'est là un caractère que nous avons même vu s'exagérer chez une espèce épidendre à racines tubérisées, le *M. tuberosa*, où ces épaisses parois, d'aspect cellulosique, nous paraissent constituer une réserve formée sans doute de mannanes. Et c'est là précisément une intéressante particularité que peut offrir, dans certaines espèces épidendres surtout, mais non exclusivement, l'écorce, qui se remplit de substances de réserve; outre la cellulose de réserve (mannanes), on y trouve de l'amidon (*M. tuberosa*, *M. matitanensis*, *M. rubrinervis*, *M. prostrata*...), ou bien du tanin, ou encore, dans les mêmes cellules corticales, une association d'amidon et de tanin (*M. sedifolia*, *M. cordifera*). Enfin l'écorce renferme, dans tous nos *Medinilla*, des cellules scléreuses isolées, par petits groupes, ou en nodules plus ou moins volumineux. Ces cellules scléreuses sont tantôt à large lumière, polygonales ou annulaires; tantôt à membrane extrêmement épaisse, canaliculée et à lumière punctiforme. Il est à remarquer qu'elles se multiplient et forment presque toujours de nombreux nodules au niveau des nœuds.

L'endoderme est essentiellement caractérisé, chez les *Medinilla*, par des cadres subérisés; mais ceux-ci sont plus ou moins différenciés et distincts suivant les espèces. Dans bien des cas, l'assise endodermique se distingue par la sclérification totale d'un nombre plus ou moins grand de ses éléments (*M. torrentum*, *M. sedifolia*, *M. cordifera*, *M. matitanensis*, *M. pachyphylla*, *M. macrophyma*, *M. tuberosa* *M. prostrata*, *M. triangularis*, *M. pendens*).

Bien que, par contre, le péricycle soit rarement différencié chez les *Medinilla*, on reconnaît toujours nettement les limites de la stèle. Celle-ci est rectangulaire ou elliptique, suivant les espèces. La zone libérienne, où il est impossible de distinguer le liber primaire du liber secondaire, est de très faible épaisseur relativement à l'anneau ligneux secondaire, comme c'est la règle assez générale dans la tige des plantes pourvues de tissu criblé périmédullaire. Le liber des *Medinilla* renferme communément des macles cristallines et des fibres ; celles-ci peuvent n'apparaître que dans les entre-nœuds inférieurs.

Le bois secondaire se compose, dans la plupart des espèces terrestres, surtout de vaisseaux et de fibres sclérifiées épaisses. Dans plusieurs espèces épidendres on y observe, en outre, des couches plus ou moins étendues de fibres, qu'on peut appeler mixtes, c'est-à-dire à membrane externe lignifiée et revêtue intérieurement d'une lame cellulosique, laquelle peut être considérée comme de la cellulose de réserve (*M. macrophyma*, *M. tuberosa*, *M. rubrinervis*, *M. prostrata*, *M. micrantha*). Enfin, à la base de la tige du *M. sedifolia*, le parenchyme ligneux secondaire conserve, en majeure partie, ses membranes cellulosiques et se remplit de tanin, celui-ci prenant ainsi les caractères d'une substance mise en réserve par la plante.

Les faisceaux ligneux primaires qui pointent en dedans de l'anneau de bois secondaire, forment généralement deux groupes de trois ou de cinq chacun, souvent assez distincts, situés aux deux extrémités de l'ellipse ou le long de deux côtés opposés du rectangle que forme la couche ligneuse secondaire. Ces deux groupes de faisceaux observés dans l'entre-nœud correspondent à l'insertion des deux feuilles opposées du nœud immédiatement supérieur, auxquelles ils sont destinés.

D'une manière générale et constante, les *Medinilla* présentent, au bord interne de l'anneau ligneux de leur tige, une zone criblée périmédullaire, formée d'un parenchyme, dont l'origine histogénique est, on le sait, différente de celle de la moelle, et de fascicules de tubes criblés provenant du recloisonnement et de la différenciation des éléments internes de cette bande de parenchyme périmédullaire. Cependant les fascicules criblés périmédullaires apparaissent et se développent dans un ordre bien déterminé. La zone périmédullaire, dans les entrenœuds extrêmes de la tige, n'est tout d'abord distincte qu'en dedans des faisceaux libéro-ligneux foliaires, qui occupent, nous l'avons dit, deux côtés opposés de la tige. Elle forme en ces points des masses épaisses qui proéminent comme des coins dans la moelle, parfois comme des lames saillantes (*M. torrentum*).

C'est dans ces masses saillantes en correspondance avec les faisceaux libéro-ligneux primaires que se différencient tout d'abord, et sur leur bord interne, des fascicules de tubes criblés. Plus tard, dans les espaces interfasciculaires et en dedans de l'anneau ligneux secondaire qui s'est constitué, se différencient, toujours par recloisonnement des éléments les plus internes de la bande de parenchyme périmédullaire, toute une série de fascicules criblés. La zone criblée périmédullaire est alors continue. Ajoutons que certains éléments du parenchyme périmédullaire peuvent se différencier en fibres isolées ou groupées, accolées ou non aux fascicules criblés, et que d'autres deviennent cristalligènes et renferment des macles sphériques d'oxalate de calcium.

Lorsque la zone criblée périmédullaire est ainsi exclusivement criblée, qu'elle soit, en outre, pourvue ou non de fibres, il peut se faire qu'elle n'émette aucun prolongement pénétrant librement dans la moelle. Dès lors l'espèce est pourvue, dans sa tige, de fascicules criblés périmédullaires, mais n'offre aucun faisceau criblé médullaire ; elle est adesme (*M. sedifolia*, *M. cordifera*). Mais, il peut se faire aussi que la zone criblée périmédullaire émette des prolongements qui pénètrent plus ou moins profondément dans la moelle. Ceux-ci alors proviennent et se détachent toujours au nœud de l'une ou de quelques-unes des masses saillantes de la bande criblée périmédullaire en correspondance avec les faisceaux libéro-ligneux ; ils gagnent le plus souvent la région centrale de la moelle et cheminent verticalement dans l'entre-nœud pour former des faisceaux criblés médullaires, lesquels peuvent avoir leurs fascicules criblés accompagnés de fibres. Dès lors l'espèce est myélodesme, avec faisceaux médullaires criblés. Remarquons que, dans les *Medinilla*, il ne se forme généralement ainsi qu'un seul petit faisceau criblé qui parcourt le centre de la moelle (*M. masoalensis*, *M. cacuminum*, *M. prostrata*).

Cependant les formations périmédullaires peuvent présenter une plus grande complexité encore. Et ce sont de telles dispositions que d'ailleurs nous avons trouvées le plus fréquemment réalisées dans nos *Medinilla*. Dans la tige de la plupart de ceux-ci, en effet, la zone périmédullaire, quand on la considère au niveau des masses proéminentes qui correspondent aux faisceaux libéro-ligneux, n'y différencie pas seulement des fascicules criblés, mais encore, et en dedors de ceux-ci, des vaisseaux spiralés ou annelés absolument indépendants des éléments vasculaires des faisceaux ligneux normaux, et qui indiscutablement se développent aux dépens de certaines cellules du parenchyme périmédullaire. Il en résulte que, dans ces coins saillants intraligneux de la bande périmédullaire, il se forme, par association de ces vaisseaux et des fascicules criblés, de véritables faisceaux cribro-vasculaires périmédullaires, dont les éléments n'appartiennent en rien, comme on le voit, aux faisceaux libéro-ligneux foliaires.

De telles formations cribro-vasculaires périmédullaires ont d'ailleurs été très nettement observées et figurées par M. Lignier (1) dans la tige de *Medinilla magnifica*, où, dit-il, « la face interne de chaque faisceau foliaire est occupée par une masse *libéro-ligneuse* orientée en sens inverse des éléments normaux du faisceau. La masse ligneuse interne est formée d'éléments grêles, cylindriques, à parois minces, et de trachées dont les plus petites sont les plus extérieures. Le liber interne est très développé. Il enveloppe intérieurement et latéralement le bois interne. Cette masse libéro-ligneuse interne peut être séparée du bois externe par une petite bande libérienne ».

Cette description et l'excellente figure que l'auteur y a jointe indiquent de la façon la plus évidente qu'il se différencie dans la tige de ce *Medinilla*, en dedans des pointes de bois primaire, des faisceaux d'origine exclusivement périmédullaire, dont l'orientation et le développement ont lieu en sens inverse des faisceaux foliaires. Ce sont les faisceaux de cette origine que M. Van Tieghem, un peu plus tard, a proposé si justement d'appeler faisceaux cribro-vasculaires, afin de les distinguer absolument des faisceaux libéro-ligneux de la tige normale.

---

(1) O. Lignier. *Recherches sur l'Anatomie comparée des Calycanthées, des Mélastomacées et des Myrtacées*. Paris, 1887 (p. 209 et pl. X, fig. 3).

De plus, chez ce même *Medinilla magnifica*, M. Lignier a constaté qu' « il existe quatre ou cinq gros massifs médullaires très rapprochés du centre de la tige », chacun des massifs ayant un « pôle ligneux près du centre », le « liber étant extérieur » ; et qu' « en outre, une zone cambiale peut s'établir entre le bois et le liber primaires des faisceaux de chaque massif ».

Ce sont là, d'après la terminologie de M. Van Tieghem, des faisceaux cribro-vasculaires médullaires. Mais M. Lignier n'indique pas qu'il y ait relation entre les faisceaux de la moelle et les faisceaux cribro-vasculaires périmédullaires.

C'est précisément ce point que je me suis efforcé de préciser.

J'ai pu, en effet, observer des faits analogues à celui signalé chez *M. magnifica*, dans la tige de plusieurs de nos *Medinilla* (*M. pachyphylla*, *M. glomerata*, *M. tuberosa*, *M. quadrangularis*, *M. campanulata*, *M. quartzitarum*). Chez ces espèces, il existe dans la moelle, ainsi qu'on a pu le voir par nos descriptions, un ou plusieurs gros faisceaux cribro-vasculaires, composés chacun, suivant les cas, d'un ou plusieurs groupes de vaisseaux entourés de tissu criblé comprenant parfois quelques fibres. Or ces éléments vasculaires et ces fibres, nous l'avons noté, sont identiques aux vaisseaux annelés ou spiralés ainsi qu'aux fibres dont nous constations en même temps la différenciation dans les masses proéminentes de la zone criblée périmédullaire en correspondance avec les faisceaux libéro-ligneux. Les faisceaux cribro-vasculaires isolés ou réunis au centre de la moelle ne sont donc que les prolongements des faisceaux cribro-vasculaires intraligneux de la zone périmédullaire. Nous avons constaté aisément et nettement cette relation et cette origine dans la tige de *M. torrentum* et de *M. andrarangensis*.

Aussi nous semble-t-il que M. Lignier (1) n'a pas assez tenu compte de l'observation faite par lui-même dans la tige de *M. magnifica*, puisqu'il admet que « les lobes libéro-ligneux qui pénètrent dans la moelle » proviennent de « tout le système libéro-ligneux qui descend d'une feuille dans la couronne normale de la tige... ». « Ces lobes libéro-ligneux médullaires, dit-il, se détachent soit de la face interne, soit des bords des faisceaux qui composent le système foliaire. Ce sont eux qui, en s'accolant les uns aux autres, forment les massifs libéro-ligneux médullaires de la section intranodale. »

En réalité, nous sommes amené, du moins en ce qui concerne les *Medinilla*, à adopter la manière de voir de Vöchting qui, dès 1875, considérait les cordons libéro-ligneux (faisceaux cribro-vasculaires) médullaires comme indépendants de tout le système libéro-ligneux de la tige. Ces faisceaux médullaires se mettent en rapport, au niveau du nœud, avec le liber interne (zone criblée périmédullaire), mais ils ne passent jamais dans les feuilles avec les faisceaux foliaires (2). La marche de la différenciation des faisceaux cribro-vasculaires indiquée par Vöchting est aussi exacte : dans son trajet vertical au centre de l'entre-nœud, le faisceau cribro-vasculaire se différencie de bas en haut, c'est-à-dire que sa portion médullaire se différencie avant sa portion périmédullaire, de sorte qu'au nœud supérieur les éléments vasculaires ne sont plus guère différenciés et ne se trouvent, en effet, jamais dans les méristèles de la feuille, où il n'y a, au bord supraligneux des faisceaux, que du tissu criblé péridesmique. En d'autres termes, tout faisceau cribro-vasculaire de l'entre-nœud vient se terminer au nœud supérieur dans une des masses périmédullaires intraligneuses.

Il en est de même quand la tige, au lieu de posséder plusieurs faisceaux cribro-vasculaires, ne renferme vers le centre de la moelle qu'un seul et souvent très petit faisceau cribro-vasculaire (*M. cymosa*, *M. ovata*). Mais il peut se faire alors que l'unique élément vasculaire que comprend, dans ce cas, le faisceau cribro-vasculaire médullaire ne soit nullement différencié dans la zone périmédullaire nodale où se termine le faisceau.

---

(1) *Loc. cit.*, p. 224.

(2) Le fait est exact pour les *Medinilla*, nous le répétons, mais ne l'est pas pour certaines Osbeckiées (*Dichætanthera*, *Dionycha*) chez lesquelles le conjonctif péridesmique de la méristèle médiane du pétiole renferme des faisceaux criblés ou cribro-vasculaires, ainsi que nous l'avons montré dans notre travail antérieur sur les Mélastomacées (*loc. cit.*, p. 299 et 307).

Quoi qu'il en soit, l'espèce est encore myélodesme, mais avec faisceaux médullaires cribro-vasculaires, quand il se forme dans la moelle un ou plusieurs de ces faisceaux terminés aux nœuds.

Tous les faisceaux médullaires, qu'ils soient criblés ou cribro-vasculaires appartiennent, en général, exclusivement à l'entre-nœud considéré. Ils peuvent, dans une même plante, exister dans certains entre-nœuds et manquer dans d'autres. Il est très fréquent de les voir développés dans les entre-nœuds supérieurs et disparaître à la base des tiges, où la moelle se réduit, en même temps que la bande criblée périmédullaire devient très étroite (*M. rubrinervis*). Dans tous ces cas, l'espèce est myélodesme ou adesme suivant le niveau où l'on examine la tige.

Mais il y a aussi des *Medinilla* totalement adesmes, avec zone périmédullaire exclusivement criblée (*M. sedifolia*, *M. cordifera*); c'est d'ailleurs le cas le plus fréquent. Plus rarement, la moelle reste dépourvue de tout faisceau, bien qu'il se développe dans la zone périmédullaire des faisceaux cribro-vasculaires (*M. triangularis*). Par contre, le *M. micrantha* est, avons-nous dit, essentiellement myélodesme, c'est-à-dire que sa tige est constamment et dans tous ses entre-nœuds, depuis son sommet jusqu'à sa base, pourvue d'un faisceau cribro-vasculaire médullaire.

Donc, en ce qui concerne les *Medinilla*, le caractère myélodesme de la tige est très variable et très inconstant et ne peut être utilisé pour la classification.

Comme l'écorce, et dans les mêmes espèces citées plus haut à propos de celle-ci, la moelle se remplit de substances de réserve qui sont, suivant les cas, de la cellulose de réserve (mannanes), de l'amidon ou du tanin. Le tanin a, en effet, chez les Mélastomacées, les caractères d'une substance de réserve, si bien que nous avons trouvé chez certains *Medinilla* (*M. rubrinervis*) un appareil tannifère différencié analogue à celui que nous avons déjà décrit chez les *Dichætanthera* (1).

De même que l'écorce encore, la moelle est souvent maclifère et contient, en outre, soit des cellules scléreuses disséminées, soit des nodules scléreux qui se développent aussi surtout ou exclusivement au voisinage des nœuds, mais postérieurement aux nodules corticaux.

---

(1) *Loc. cit.*, p. 290.

Racines tubérisées. — Chez les trois espèces dont nous avons pu nous procurer des tubercules (*M. rubrinervis*, *M. prostrata* et *M. tuberosa*), le mode de tubérisation est le même. Cette tubérisation est essentiellement d'origine secondaire; elle est due à l'activité particulière, au fonctionnement irrégulier et unilatéral de l'assise génératrice libéro-ligneuse qui, en effet, cessant de former du bois en dedans d'elle, produit au contraire, en dehors, un abondant parenchyme libérien secondaire auquel est dû presque exclusivement le renflement de la racine. Tout ce parenchyme, de même que l'écorce primaire qui s'épaissit quelque peu dans le tubercule, se remplit de réserves qui sont de l'amidon et de l'eau (*M. tuberosa*), ou du tanin et de l'eau (*M. rubrinervis*, *M. prostrata*).

Feuille. — Nous avons étudié le pétiole dans toutes les espèces à feuilles pétiolées. Ce pétiole, glabre comme la tige, sauf chez la *M. prostrata*, a généralement une structure très simple; il reçoit de la tige trois ou cinq méristèles qui se disposent sur un arc de cercle ouvert en haut (*M. sedifolia*, *M. cordifera*, *M. ovata*, *M. calcicrassa*, *M. andasibeensis*, *M. campanulata*, *M. pendens*, *M. torrentum*). La méristèle médiane a son faisceau incurvé, pourvu le long de son bord supraligneux de tissu criblé distinct du liber, et qui est la continuation dans la feuille d'un arc de la zone criblée périmédullaire de la tige. Les méristèles extrêmes ont au contraire souvent chacune un faisceau concentrique avec bois central et tissu criblé périphérique. Ces méristèles émettent des ramifications situées le plus souvent en dedans de l'arc qu'elles forment (*M. masoalensis*, *M. prostrata*.) Dans le *M. ascendens*, toutes les méristèles issues de la tige sont disposées sur un arc extérieur, tandis que leurs ramifications forment un second arc régulier en dedans du précédent. En d'autres termes, c'est là une structure analogue à celle indiquée par M. Lignier dans le pétiole de *M. farinosa*.

Les méristèles issues de la tige au nœud traversent le pétiole pour se rendre aux nervures principales de la feuille. La méristèle médiane de l'arc pétiolaire est destinée à la nervure principale médiane du limbe qu'elle parcourt en restant simple ou en émettant des ramifications : celles-ci se disposent, dans la nervure, suivant un arc ouvert (*M. triangularis*, *M. basaltarum*, *M. andrarangensis*), ou parfois fermé (*M. quadrangularis*, *M. cacuminum*).

Dans le limbe, les épidermes supérieur et inférieur sont également glabres, sauf dans le *M. prostrata*, où ils portent des poils tecteurs analogues à ceux de la tige. Dans beaucoup d'espèces leur cuticule est pourvue de stries longitudinales ; dans quelques-unes, les épidermes sont papilleux (*M. glomerata*, *M. pachyphylla*, *M. micrantha*, *M. andasibeensis*). Les stomates de l'épiderme inférieur offrent ce caractère constant et déjà signalé d'être enveloppés chacun d'une cellule annexe en U.

Le caractère essentiel de ce limbe des Medinilla, *c'est la présence absolument constante, sous l'épiderme supérieur, d'un exoderme ou tissu aquifère qui occupe généralement la moitié ou les deux tiers de l'épaisseur du limbe et s'étend, plus ou moins réduit, dans la nervure médiane.* Au point de vue du nombre des assises cellulaires qui le composent, ce tissu aquifère peut comprendre une seule assise de larges cellules (*M. matitanensis*), ou plusieurs assises dont les éléments augmentent de diamètre depuis l'épiderme jusqu'à la rangée qui termine profondément la couche exodermique. On a ainsi un exoderme de six assises (*M. ascendens*), de huit assises (*M. prostrata*), d'environ quinze assises (*M. cordifera*, *M. sedifolia*). Le plus souvent cet exoderme est simplement aquifère, à membranes cellulosiques plus ou moins épaisses et contenant des amas de cristaux prismatiques incrustés ou non dans la paroi cellulaire (*M. matitanensis*, *M. ambrensis*, *M. triangularis*, *M. angustifolia*, *M. pendens*, *M. ovata*, *M. macrophyma*, *M. ascendens*), parfois à épaississement cellulosique réticulé (*M. rubrinervis*) ; ou encore à membranes sclérifiées çà et là, surtout dans la dernière assise profonde (*M. longifera M. tuberosa*, *M. prostata*, etc.). Dans le limbe charnu de *M. cordifera* et de *M. sedifolia*, l'exoderme est entièrement cellulosique, mou ; mais il est à la fois aquifère et tannifère.

Il importe d'insister, au point de vue de la diagnose anatomique des *Medinilla*, sur ce caractère remarquablement constant constitué par le tissu aquifère ou exoderme supérieur du limbe de la feuille. La présence de ce tissu a, en effet, été signalée par M. Lignier chez tous les *Medinilla* qu'il a étudiés (*M. farinosa*, *M. magnifica*, *M. speciosa*, *M. Curtisii*). Il a également établi l'origine épidermique de ce tissu aquifère du limbe des *Medinilla* qui, dit-il, « provient du cloisonnement tangentiel de l'épiderme supérieur » (1). D'autre part, M. de Palézieux (2) a noté, quoique très sommairement, cet hypoderme chez le *M. rubicunda*, *M. myrtiformis*, *M. parvifolia*, *M. astronioides*, *M. pauciflora* (3). Enfin nous avons eu nous-même l'occasion d'examiner des fragments de la feuille de deux autres espèces communiquées par le Museum de Kew. La première est le *M. fasciculata* Baker, où le tissu aquifère occupe la moitié de l'épaisseur du limbe foliaire et comprend trois assises cellulaires dont la dernière, avec ses membranes sclérifiées, à ponctuations allongées verticalement, en fentes, établit une grande analogie entre cette espèce et certains de nos *Medinilla* (*M. campanulata*). La seconde est le *M. rhodochlæna* A. Gray, des îles Fidji, dont le limbe a une structure qui diffère, à la vérité, de celle des espèces de Madagascar, mais qui n'en offre pas moins, sous son épiderme supérieur, le tissu aquifère caractéristique, occupant seulement le quart de l'épaisseur du limbe, composé de deux assises à membranes cellulosiques épaisses, et s'étendant à la nervure médiane. Cependant ce qui éloigne ce *M. rhodochlæna* de tous les *Medinilla* malgaches que nous avons étudiés, c'est le parenchyme palissadique qui, dans l'espèce des Fidji, se compose de deux assises très nettes à éléments alternes, lesquelles se retrouvent à peine réduites dans la nervure médiane ; tandis que, dans les autres, le tissu palissadique est essentiellement constitué par une seule assise, avec seulement des particularités que nous allons indiquer.

---

(1) *Loc. cit.*, p. 343.

(2) *Blattes der Melastomaceen* (Inaug. Dis., Genève, 1899).

(3) Et c'est précisément parce que les auteurs qui s'étaient occupés des Mélastomacées en général n'avaient pas suffisamment mis en évidence l'importance de ce tissu aquifère dans l'organisation foliaire des *Medinilla* que nous avons, par erreur, décrit (*An. sc. nat.*, 9e série, t. XIV, p. 329), comme étant des *Medinilla* (*M. macropoda*, *M. rubripes*, *M. violacea*), trois espèces dont la feuille est dépourvue d'exoderme et qui appartiennent à un tout autre genre, qui sera étudié ultérieurement.

En principe donc, tous nos *Medinilla* ont le tissu palissadique de leur limbe formé par une seule assise cellulaire. Dans la plupart d'entre eux, cette palissade reste simple, constituée par des éléments à membrane cellulosique, plus ou moins allongés perpendiculairement au limbe, sans doute suivant le degré d'éclairement de la plante ou d'humidité de la station ; elle renferme souvent de larges cellules arrondies maclifères et s'étend parfois à la nervure médiane (*M. quartzitarum*, *M. parvifolia*, *M. cymosa*, *M. torrentum*, *M. longifila*, *M. matitanensis*, *M. pachyphylla*, *M. macrophyma*, *M. tuberosa*, *M. cacuminum*. *M. calcicrassa*, *M. ascendens*, *M. micrantha*, *M. ambrensis*, *M. triangularis*, *M. andasibeensis*, *M. angustifolia*, *M. campanulata*, *M. vohiparensis*, *M. flagellifera*, *M. sedifolia*, *M. cordifera*, *M. rubrinervis*, *M. uncidens*, *M. quadrangularis*, *M. glomerata*, *M. ovata*.)

Les modifications de ce type général de la palissade sont de deux sortes. Dans certaines espèces, un nombre plus ou moins grand de cellules palissadiques épaississent et sclérifient leur membrane en se différenciant en sclérites (1) (*M. ericarum*, *M. papillosa* et *M. papillosa* var. *ramosissima*, *M. pendens*, *M. prostrata*). Dans d'autres, la palissade est plus ou moins fréquemment divisée par des cloisons transversales, de manière

---

(1) Il n'est peut-être pas inutile, au point de vue des affinités des genres de la famille des Mélastomacées, de faire remarquer que M. Van Tieghem a décrit (*loc. cit.*, p. 39) dans la feuille des Mémécylées (*Memecylon*, *Mouriria*) des sclérites toujours très lignifiées « en forme d'étoile irrégulière », ou « en forme de sac » avec une série de prolongements « en doigts de gant inégaux ». La présence des sclérites de différents types, étant constante dans la feuille de toutes les espèces de Mémécylées, entre réellement dans la caractéristique anatomique de ce groupe ; mais les sclérites n'existant pas toujours dans la feuille des *Medinilla*, comme nous le savons, ne peuvent pas caractériser ce genre parmi les Mélastomées. Par contre, quelques Mémécylées seulement, surtout des *Mouriria*, d'après M. Van Tieghem, offrent une assise sous-épidermique de cellules aquifères ; tandis que la présence d'un tissu aquifère, généralement très développé, est constante dans la feuille de tous les *Medinilla* et caractérise anatomiquement ce genre. Pour compléter ces analogies, notons encore que l'absence de méristèles corticales et de faisceaux médullaires est un fait constant dans la tige des Mémécylées, mais nous l'avons constaté aussi chez certains *Medinilla* ; toutefois les Mémécylées sont les seules Mélastomacées à posséder, dans leur bois secondaire, des inclusions libériennes bien connues.

89e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XVIII. Nos 3 et 4.

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES
NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVIII. — Nos 3 et 4

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1913

Paris, 30 fr. — Départements et Etranger, 32 fr.
Ce cahier a été publié en décembre 1913.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

---

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs

---

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (en cours de publication).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... **15 fr.**

22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Étranger............. 30 fr.

à simuler un tissu palissadique composé de deux ou trois assises (*M. prostrata*, *M. andrarangensis*).

Le tissu lacuneux, à son tour, presque partout mâclifère, offre dans nos *Medinilla* trois modalités différentes. Chez certains d'entre eux il reste parenchymateux avec des membranes cellulosiques plus ou moins épaisses (*M. sedifolia*, *M. cordifera*, *M. quartzitarum*, *M. matitanensis*, *M. ambrensis*, *M. ovata*, *M. masoalensis*, *M. pachyphylla*, *M. glomerata*, *M. micrantha*, *M. triangularis*). Dans toutes les autres espèces, le tissu lacuneux contient, en outre, et en grand nombre, des sclérites à parois épaisses, canaliculées, irrégulièrement ramifiées dans le sens horizontal, c'est-à-dire, d'une manière générale, parallèlement aux faces de la feuille. Une seule modification de ce type commun a été observée dans la couche lacuneuse du limbe de *M. flagellifera*, dont les sclérites ont leurs ramifications tubuleuses, larges, relativement peu lignifiées, et munies de ponctuations allongées, fusiformes.

Tous ces *Medinilla* enfin ont leur feuille à structure bifaciale, sauf le *M. andrarangensis*, pour ne citer qu'un exemple bien net, chez lequel la dernière assise du tissu lacuneux du limbe est à cellules rectangulaires, palissadiformes, dressées perpendiculairement à l'épiderme inférieur. Il en résulte, chez cette espèce, une structure subcentrique de la feuille, dont la palissade est, en outre, très fréquemment cloisonnée transversalement. On ne peut expliquer que par l'action d'un éclairement particulièrement intense de la plante cette modification, probablement accidentelle, du type de structure foliaire, et caractérisée, en définitive, par un grand développement du tissu assimilateur.

RECHERCHES
SUR LA
COMPOSITION CHIMIQUE DE LA MEMBRANE ET LE MORCELLEMENT DU THALLE CHEZ LES SIPHONALES

Par Robert MIRANDE

AVANT-PROPOS

Avant de commencer l'exposé de mes recherches sur la membrane des Siphonales, il ne sera pas inutile de préciser en quelques mots le point de vue auquel je me suis placé et le but que je me suis proposé d'atteindre.

La composition chimique de la membrane (1) des Végétaux nous apparaît actuellement comme étant d'une grande complexité. Les travaux qui se sont poursuivis à ce sujet depuis près d'un siècle ont montré que non seulement cette composition était variable suivant le groupe de Végétaux considéré, ou même suivant les divers organes d'un Végétal donné, mais encore qu'un grand nombre de composés chimiques différents pouvaient prendre part à la formation d'une même membrane. C'est ainsi qu'une quantité de substances nouvelles ont été successivement décrites et nommées, au fur et à mesure que s'élargissait le champ des investigations et que se perfectionnait la technique des observateurs.

Toutes ces substances ne sont pas équivalentes au point de vue du rôle qu'elles jouent dans la constitution de la membrane.

---

(1) Je désignerai sous le nom de *membrane*, suivant l'usage courant et pour simplifier le langage, la membrane externe seule, abstraction faite de la membrane protoplasmique.

Il nous est difficile, dans l'état actuel de nos connaissances, de définir exactement et de préciser ce rôle, parce que nous ne savons encore que les reconnaître par la méthode analytique et que les conditions de leur synthèse et les rapports qu'elles peuvent présenter entre elles nous sont, dans la plupart des cas, inconnus. Il semble bien, cependant, que l'on puisse tout d'abord les diviser en deux catégories :

1° Il en est, qui se rencontrent généralement accompagnées de plusieurs autres, mais dont la fréquence beaucoup plus grande dans l'ensemble du règne végétal et l'apparition dès les premiers stades de la formation de la membrane, accusent l'importance primordiale. Ce sont celles que Mangin, auquel nous devons d'avoir apporté tant de clarté dans cette question si complexe, désigne sous le nom de *substances fondamentales*. Elles peuvent actuellement se répartir en quatre groupes :

a) Groupe de la *cellulose*, le plus anciennement connu et dont les suivants ont été successivement disjoints.

b et *c*) Groupe des *composés pectiques* et de la *callose*, dont le rôle dans la membrane a été mis en évidence par Mangin dans une série de recherches s'échelonnant de 1888 à 1910 et dont on trouvera la liste dans l'index bibliographique de ce travail.

d) Enfin, plus récemment, Gilson (**2**), Van Wisselingh, Scholl, Wester en ce qui concerne les *Champignons*, Hegler et Kohl en ce qui a trait aux *Cyanophycées*, nous ont montré que la *chitine* (1) pouvait également prendre une part importante à la formation de la membrane de ces Végétaux.

2° Le second groupe comprend des substances qui peuvent se trouver en abondance dans la membrane mais accompagnées d'une ou plusieurs des précédentes, sans jamais constituer cette membrane par elles-mêmes : ce sont les *substances accessoires*. Elles paraissent généralement être seulement surajoutées aux substances fondamentales, mais il ne serait pas étonnant que dans certains cas elles en représentassent soit des formes simples, soit des produits de transformation.

---

(1) Ilikevic ne reconnaît point là cependant de la chitine vraie mais une substance azotée spéciale qu'il nomme *mycétine*.

Telles sont, en premier lieu, les substances dites « incrustantes » qui ne se rencontrent que dans certains tissus, ou dans certaines régions de la membrane appelées à jouer un rôle spécial de protection ou de soutien : *Hadromal* et *Sphagnol* de CZAPECK (**1. 2**), *Subérine*, *Cutine* ou *Cutose* de FRÉMY, etc.

On peut y rattacher les phénols divers, les tanins, les résines, les matières colorantes qui imprègnent certaines membranes sans que leur rôle y soit bien déterminé.

L'*amyloïde* de SCHLEIDEN, quoique probablement voisin de la cellulose (hydrocellulose), est généralement considéré comme une substance accessoire. Il semble que l'on doive y joindre également les hydrates de carbone complexes, donnant par hydrolyse du mannose et du galactose et quelquefois des pentoses, que E. SHULZE a réunis sous le nom d'*hémi-celluloses*. On sait qu'ils se rencontrent en grande abondance dans les membranes de l'albumen de certaines Phanérogames, où ils jouent le rôle de substances de réserve. Il en a été signalé également dans la membrane de quelques algues : *Zygnema*, *Chaetophora*, *Mesocarpus* (KLEBS. **2**), *Cladophora* (KARL MÜLLER) ; mais ils y sont toujours associés à la cellulose proprement dite, ainsi que j'ai pu m'en rendre compte.

Mentionnons enfin tout un groupe de corps qui n'ont été rencontrés que dans quelques cas particuliers et sur la vraie nature desquels nous ne possédons encore que peu de données : *Lichénine*, *Fucine*, *Usnéine*, *Géasterine*, etc.

Avant d'aller plus loin, il est bon de préciser le sens exact de cette terminologie. Le caractère fondamental d'une substance ne ressort pas de l'abondance plus ou moins grande avec laquelle elle se rencontre dans une membrane donnée, mais du rôle qu'elle joue dans la formation de cette membrane. C'est ainsi que l'*hadromal*, par exemple, qui donne cependant la plupart de ses propriétés caractéristiques à une membrane lignifiée, ne sera pas considéré comme une substance fondamentale, parce qu'il est surajouté à la cellulose de la membrane primitive et subordonné à son apparition. Inversement, il se peut que dans certains cas des substances fondamentales n'apparaissent dans une membrane qu'à titre accessoire. Tel est, par exemple, le cas de la *callose* chez les Mucorinées, où elle ne se manifeste à nous que dans la membrane des sporanges (Mangin. **12**). Mais sa grande fréquence dans le règne végétal, le rôle qu'elle joue chez les Péronosporées (Mangin. **9**), et comme nous le verrons, chez quelques Siphonales, n'en font pas moins une des substances fondamentales de la membrane.

Il faut enfin remarquer que cette classification ne saurait avoir qu'un caractère *provisoire*, et qu'il est très possible que des études ultérieures nous montrent que des corps considérés jusqu'ici comme accessoires sont en fait nécessaires à l'édification de la membrane et partant fondamentaux. Mais telle qu'elle est actuellement, elle nous permet, à l'aide d'un certain nombre de réactifs simples, d'établir une première comparaison entre les divers types de membranes et de suivre, dans une certaine mesure, les différents stades de leur formation.

Nous reviendrons plus loin sur les caractéristiques pratiques de ces substances, mais en ce qui a trait à leur composition chimique réelle, nous ne possédons, il faut le reconnaître, que des notions assez imprécises. Il est probable que, de même que l'on confondait autrefois sous le nom de cellulose une foule de corps très dissemblables, nous donnons aujourd'hui le même nom à des composés différant sensiblement les uns des autres au point de vue strictement chimique, mais qui présentent un certain nombre de réactions communes ou peuvent se ramener par l'action des bases ou des acides à un composé commun. (Exemple : l'*hydrocellulose*, dans le cas des membranes cellulosiques.)

Ce sont les chimistes qui nous ont apporté les premières certitudes à cet égard, et c'est à eux, qui seuls sont outillés pour ce travail, qu'il appartient de résoudre ce gros problème. Mais il ne s'ensuit pas que les botanistes doivent désormais se tenir à l'écart de ce genre de recherches : leur rôle est double, à mon avis. Ils peuvent, par l'examen des multiples échantillons qu'ils sont à même de rencontrer, venir en aide aux chimistes en leur signalant les substances intéressantes et les végétaux chez lesquels elles peuvent se trouver en quantités appréciables.

A leur propre point de vue, d'autre part, l'étude de ces substances, de leur mode de formation et de répartition, faite en utilisant les connaissances déjà acquises, peut, en ce qui concerne l'anatomie et la physiologie végétales, être fertile en résultats intéressants.

En abordant l'étude de la membrane des Caulerpes, je ne me suis donc pas proposé d'en faire une analyse chimique détaillée, encore moins d'y rechercher une substance nouvelle. Je me suis seulement demandé si la nature chimique de cette membrane s'écartait véritablement autant de celle de la généralité des autres algues vertes que certaines données de la littérature pouvaient le laisser penser, et s'il n'était pas possible d'y déceler une ou plusieurs substances fondamentales se rattachant aux quatre groupes énumérés plus haut.

Après avoir reconnu que cette membrane était, en majeure partie, formée de *callose* associée aux *composés pectiques* et constituait, par conséquent, un type différent de ceux qui avaient été jusque-là décrits, il était intéressant de voir si ce type ne se retrouvait pas dans les familles voisines et de comparer entre eux les résultats obtenus (1).

Il était en outre naturel de se demander si les différences de composition constatées entre les membranes, dans les divers groupes de Siphonales, ne correspondaient point à l'apparition de phénomènes dissemblables dans la formation ou l'évolution ultérieure de ces membranes. C'est ainsi que j'ai été amené à étudier plus spécialement les phénomènes de morcellement du thalle qui font l'objet de la seconde partie de ce travail.

Enfin je me suis efforcé, dans un dernier chapitre, de mettre en lumière les quelques données nouvelles que ces différentes recherches étaient susceptibles de fournir au point de vue de la classification.

Ce m'est un devoir très agréable que de remercier au seuil de cet ouvrage tous ceux qui m'ont aidé dans son accomplissement, soit par leurs conseils, soit par les échantillons qu'ils ont bien voulu me communiquer. Je tiens à témoigner de ma gratitude toute particulière envers mes deux excellents maîtres du laboratoire de Cryptogamie du Muséum, MM. Mangin et Hariot, qui non seulement m'ont offert de rares conditions de travail en me permettent d'utiliser les belles collections dont ils ont la garde, mais m'ont constamment apporté le secours de leur grand savoir et leur inestimable bienveillance.

---

(1) J'ai fait connaître les premiers résultats de cette étude dans une note présentée à l'Académie des Sciences le 10 février 1913.

PREMIÈRE PARTIE

RECHERCHES RELATIVES A LA COMPOSITION CHIMIQUE DE LA MEMBRANE DES SIPHONALES

CHAPITRE PREMIER

RECHERCHES SUR LA MEMBRANE DES CAULERPES

« … La forme des êtres dont il s'agit est si particulière que je me suis décidé à les classer provisoirement parmi les plantes, laissant à un observateur plus éclairé que moi à décider à laquelle des deux grandes divisions des êtres organisés appartiennent ces êtres ambigus. »

Nous n'en sommes plus à formuler au sujet de ces algues, les réserves qu'exprimait ainsi, en 1809, Lamouroux, le fondateur du genre *Caulerpa*. Rangées en 1842, par J. Agardh, dans le groupe des Siphonées (antérieurement établi par Gréville pour les genres *Codium*, *Bryopsis*, *Vaucheria* et *Botrydium*), et en 1843, par Kützing (**2**), dans son groupe des Cœloblastées, les Caulerpes ont trouvé dès lors dans la classification une place qu'ils ne devaient plus quitter.

Parallèlement aux efforts des systématiciens, se sont poursuivies de très nombreuses recherches anatomiques et physiologiques dues, en premier lieu, à l'intérêt que suscitait l'organisation particulière de ces algues, et aussi à ce fait que la structure nettement lamelleuse de leur membrane et sa rapide croissance offraient un sujet d'études commode aux botanistes engagés dans la célèbre controverse de l'apposition et de l'intussusception.

Il serait superflu de mentionner ici tous les ouvrages qui ont été consacrés aux Caulerpes : on trouvera dans l'index bibliographique la liste des principaux d'entre eux. Mais, si bien des points concernant la morphologie et la biologie de ces végétaux ont été ainsi successivement élucidés, il n'en subsiste pas moins une grande incertitude au point de vue plus particulier de la nature chimique de leur membrane.

On me permettra d'anticiper un peu sur un point que nous étudierons avec plus de détails à la fin de ce chapitre ; mais, s'il est inutile de s'attarder à la description anatomique des Caulerpes, classique depuis longtemps, il est nécessaire de définir ce que l'on doit entendre exactement par l'expression « membrane » de *Caulerpa*.

On sait que cette membrane comporte, d'une part, la *membrane proprement dite*, limitant l'appareil végétatif, et, d'autre part, les *trabécules membraneux* qui traversent en tous sens la cavité du thalle. Membrane et trabécules sont formés par apposition successive de fines lamelles facilement observables. Enfin la membrane proprement dite est revêtue, à sa partie la plus externe, d'une pellicule résistante et d'aspect un peu luisant, que l'on a fréquemment désignée sous le nom de « cuticule ».

Membrane proprement dite et trabécules se comportant de façon sensiblement analogue en présence des réactifs et des colorants, c'est cet ensemble que l'on entend généralement désigner quand on parle des propriétés de la membrane. La cuticule se met à part par une inertie plus grande vis-à-vis de ces agents chimiques.

Nægeli (1), le premier, observa que la membrane ne se colorait pas, ou partiellement en jaune, par l'iode en présence d'acide sulfurique. Il distingue dans la membrane proprement dite deux couches différentes : la plus externe, ou « *extracellular substanz* », qui se colore dans ces conditions en jaune vif ; la plus interne, ou « *gallerte* », qui ne manifeste aucune coloration. Nous verrons plus loin (v. p. 176) comment peut s'interpréter cette observation.

Cramer, expérimentant le réactif cupro-ammoniacal, alors tout nouvellement décrit, sur diverses fibres et membranes végétales, observa que la membrane de *Caulerpa* n'y était pas soluble.

Ces deux observations, jointes l'une à l'autre, tendraient à faire penser que la membrane considérée n'est pas à proprement parler cellulosique, puisqu'elle ne donne pas avec ces deux réactifs les résultats que l'on s'accorde encore aujourd'hui à regarder comme caractérisant la cellulose. Cependant Schacht aurait obtenu la coloration bleue à l'iode en présence d'acide sulfurique et aussi Noll (**1**. p. 142) « in einzelnen Fällen », dans certains cas, par action du chlorure de zinc iodé succédant à celle de l'acide sulfurique.

Plus récemment, Correns, ayant repris la question de très près, tant au point de vue des propriétés chimiques de la membrane que de ses propriétés optiques, en arrive à cette conclusion qu'*elle n'est certainement pas constituée par de la cellulose, au sens strict du mot, et qu'il y a là une substance encore inconnue, différente de celles qui ont été jusqu'ici signalées chez les Végétaux* (*loc. cit.*, p. 362).

« Puissent ces quelques remarques être le point de départ de nouvelles recherches chimiques! » ajoute l'auteur, non sans modestie, en terminant cette partie de son intéressant travail. Je me suis efforcé de répondre, autant que possible, à ce vœu en envisageant la question à un triple point de vue.

1° J'ai tout d'abord cherché à m'assurer de ce que la membrane de *Caulerpa* ne renfermait pas de cellulose. Il était intéressant, en ce cas, de voir dans quelle mesure pouvait s'expliquer l'affirmation contraire d'auteurs tels que Schacht et Noll.

2° Ayant constaté l'absence de la cellulose, je me suis attaché à mettre en évidence, en m'inspirant des principes énoncés plus haut, les substances qui pouvaient entrer *à titre fondamental* dans la composition de la membrane.

3° Je me suis enfin proposé d'étudier la répartition de ces substances dans les divers éléments de la membrane énumérés plus haut.

Ce dernier point fera l'objet d'un paragraphe spécial ; on se rendra compte de ce que les deux autres ont été traités concurremment au début de ce chapitre, ce qui en facilitait l'exposition, étant donnée la méthode de recherches adoptée.

J'ai fait en effet, en premier lieu, usage de la méthode des colorants. Elle a l'avantage de pouvoir s'appliquer à l'examen de petits échantillons, tels que l'on en peut distraire des herbiers et des collections; mais, bien qu'elle rende constamment de signalés services en histologie végétale, elle ne saurait être employée seule. Les résultats qu'elle donne ne peuvent être tenus pour certains que lorsqu'ils ont été contrôlés par l'ensemble des réactions microchimiques appropriées à chaque cas. Aussi ai-je eu soin, après l'avoir utilisée comme guide dans mes premières investigations, de faire les vérifications voulues toutes les fois que la quantité de matériel disponible me le permettait : d'où la division de ce premier chapitre.

Mes recherches ont été effectuées principalement sur une abondante récolte de *Caulerpa racemosa* (Forsk.) J. Ag. (conservée au formol) provenant de la mer Rouge et sur de nombreux échantillons frais de *Caulerpa prolifera* (Forsk.) Lamour., provenant de la Méditerranée (1).

J'ai pu ensuite vérifier la généralité des résultats obtenus et la fixité des caractéristiques chimiques de la membrane en ce qui concerne le genre *Caulerpa* sur les espèces suivantes provenant de l'herbier du Muséum et choisies dans différentes séries de Caulerpes :

C. scalpelliformis (R. Br.) Ag.
C. plumaris Forsk.
C. Freycinetii Ag.
C. cupressoides (var. mamillosa Web. v. B.)
C. hypnoides (R. Br.) Ag.
C. paspaloides (Bory) Grev.
C. racemosa (var. clavifera Web. v. B.)
C. sedoides (R. Br.) Ag.

Bien que j'aie employé de préférence des coupes de stolons qui, par leur forme circulaire et la résistance plus grande qui en résulte, se prêtent mieux aux manipulations, disons tout de suite qu'il ne s'est point manifesté de divergences capitales, au point de vue microchimique, entre les différents organes de la plante. Ce qu'on va lire peut donc s'appliquer, à quelques corrections quantitatives près, à tout fragment de membrane prélevé sur les frondes, les stolons ou les rhizoïdes.

A. — RECHERCHES PAR LA MÉTHODE DES COLORANTS

1° Recherche de la cellulose proprement dite.

La cellulose peut être mise en évidence dans un tissu à l'aide de deux catégories de réactifs : les *réactifs iodés* d'une part, et les colorants organiques acides de la *série azoïque* d'autre part (Mangin. **6. 7**).

---

(1) Je suis heureux d'exprimer ici toute ma reconnaissance à M. Raphélis, pharmacien à Cannes, pour les périodiques envois de cette algue qu'il a eu la grande amabilité de m'adresser.

a) *Action des réactifs iodés.* — Ce sont les plus anciennement connus. Leur emploi repose, on le sait, sur la transformation préalable de la cellulose, sous l'action de certains acides ou de certains sels, en *hydrocellulose* qui se colore en bleu par l'iode. Un grand nombre de composés chimiques peuvent effectuer cette transformation (Mangin. **1. 7**). L'acide sulfurique et le chlorure de zinc, introduits dans la technique végétale, l'un par Schleiden dès 1838, l'autre par Nægeli en 1858, sont encore fréquemment employés par de nombreux auteurs. Mais le réactif de choix, qui a sur le premier l'avantage de ne pas altérer les membranes cellulosiques, et sur le second celui de donner des résultats identiques et immédiats, est l'*acide iodhydrique iodé fumant*, préconisé par Mangin (**11**) en 1897.

Les coupes, déposées sur la lame, sont préalablement déshydratées par quelques gouttes d'alcool absolu et soigneusement essuyées avec un fragment de papier buvard. On apporte ensuite une goutte du réactif dont l'action est presque instantanée. On enlève l'excès d'acide et l'on monte à l'acide lactique ou au chloral glycériné. Les membranes cellulosiques ont alors pris une coloration violacée qui régresse au bleu sous l'action du chloral glycériné et finit par disparaître au bout d'un temps plus ou moins long, selon les dimensions de l'échantillon traité. On peut observer la même coloration bleue en montant à l'eau ou à la glycérine, mais la décoloration est beaucoup plus rapide, et il faut, pour l'apercevoir, porter immédiatement les échantillons sous le microscope. La coloration est toujours renforcée si l'on a fait agir au préalable, sur les coupes, quelques gouttes d'une solution concentrée de potasse dans l'alcool.

Dans le cas de la membrane de *Caulerpa*, je n'ai jamais pu obtenir de coloration violette ou bleue par ce procédé. Les coupes se colorent en jaune plus ou moins rougeâtre suivant leur épaisseur; on remarque seulement, à la partie externe de la membrane, une zone sensiblement plus foncée. Mais, en outre, elles se montrent nettement altérées par le réactif et se gonflent dans les liquides de montage usuels en perdant rapidement la couleur jaune qu'elles avaient prise (1). Si l'on a fait agir au préalable la potasse alcoolique, le gonflement causé par l'acide iodhydrique s'accentue encore davantage et la membrane finit par se gélifier entièrement dans la glycérine, le chloral glycériné, ou l'acide lactique. Si l'on monte à l'eau, la gélification est presque instantanée.

Outre l'absence de coloration bleue à l'iode, l'extrême sensibilité de la membrane vis-à-vis de l'acide iodhydrique après action de la potasse ou de la soude concentrées, est à retenir. car les membranes cellulosiques témoins sur lesquelles j'ai opéré (*Spirogyra*, *Cladophora*, *Vaucheria*, fibres de Coton, tissus de Phanérogames) ne m'ont jamais donné, après ce traitement, de gélification totale dans l'eau, la glycérine, l'acide lactique ou le chloral glycériné, telle qu'on l'obtient avec la membrane de *Caulerpa* (2). Après emploi de l'acide iodhydrique seul, elles ne se sont jamais montrées sensiblement altérées.

J'ai tenu cependant à reprendre ces expériences avec les réactifs employés par les précédents observateurs. Le chlorure de zinc iodé abîme moins les membranes de Caulerpes, mais il ne m'a jamais donné qu'une coloration jaunâtre, également plus accentuée dans la zone externe. Mêmes résultats avec l'iode en présence d'acide sulfurique en variant les concentrations, mais dans ce cas se manifeste une forte gélification.

b) *Colorants de la série azoïque.* — Ils peuvent être rangés en deux groupes teignant la cellulose, l'un en bain alcalin, l'autre en bain acide.

Le premier comprend les dérivés de la benzidine, de la toluidine, etc. (*Rouge Congo*, *benzoazurine*, *rosazurine*, *azobleus*, etc.). Ils se fixent sur la membrane de *Caulerpa* après action de la potasse alcoolique, mais il faut remarquer qu'ils ne sont pas spéciaux à la *cellulose*, car ils colorent aussi la *callose*. — nous verrons plus loin que c'est à ce dernier corps qu'est due la coloration obtenue.

---

(1) Cette gélification empèche, bien entendu, toute observation. Pour me rendre compte de la coloration prise par ces membranes sous l'action de l'acide iodhydrique, je me suis servi avec avantage d'huile de vaseline comme liquide de montage, à condition d'éponger avec soin l'excès de réactif.

(2) La meilleure des expériences témoins m'a été souvent, ici comme dans beaucoup d'autres cas, fournie par les petites algues cellulosiques épiphytes qui se rencontrent fréquemment sur la membrane des Siphonales et que leur fin cloisonnement permet de distinguer aisément de la membrane du support. Leur façon de se comporter vis-à-vis des divers colorants peut rendre de grands services dans les cas douteux.

Les réactifs du second groupe, comprenant l'*orseilline* BB, la *crocéine brillante*, le *noir naphtol*, etc., spéciaux à la cellulose, ne teignent pas la membrane de *Caulerpa*, même après action de la potasse alcoolique.

Il est bon, pour éviter le gonflement qui survient toujours quand on plonge dans une liqueur aqueuse une coupe ayant subi l'action de la potasse alcoolique, de faire précéder l'immersion dans le colorant par un lavage soigneux à l'alcool. Enfin, dans l'appréciation des colorations qui ne sont pas toujours très vives avec certains de ces colorants, même sur des membranes cellulosiques, il faut se méfier de ce que la membrane retient fréquemment, par seule capillarité et à la suite de la dissociation des lamelles causée par la potasse, une quantité relativement grande de matière colorante. On peut obtenir ainsi des coupes qui paraissent teintes à première vue, surtout si l'on emploie de faibles grossissements. Un séjour de quelques heures dans le liquide de montage permettra facilement d'éviter les erreurs. On voit en effet, dans le cas où la membrane ne se teint pas, le colorant se rassembler dans les espaces lacuneux situés entre les lamelles; dans le cas contraire, la coloration paraîtra plutôt renforcée, par suite d'une répartition plus égale du colorant.

c) *Expérience de Noll.* — Donc, qu'il s'agisse des réactifs iodés ou des colorants organiques, ces observations concordent avec celles de Nægeli et de Correns et montrent, une fois de plus, que la cellulose proprement dite ne peut être immédiatement mise en évidence dans la membrane de *Caulerpa*. Il était possible, toutefois, qu'elle entrât pour une faible part dans sa composition et que cette faible quantité, masquée le plus souvent par les colorations des autres constituants de la membrane ou entraînée par leur gélification, pût quelquefois se révéler à nous en prenant, en présence d'une liqueur iodée, une légère coloration bleue : ce qui eût expliqué les affirmations de Schacht et de Noll. Après un grand nombre d'essais faits en variant les concentrations et les conditions d'action des réactifs, je crois qu'il n'en est pas ainsi, mais que l'on peut cependant s'expliquer l'apparition, dans certains cas, d'une coloration bleue dans la préparation.

En effet, les échantillons sur lesquels on opère, surtout si l'on emploie des coupes de stolons, contiennent toujours une grande quantité de substances amylacées de réserve dont on a bien du mal à se débarrasser entièrement (1). Or les auteurs opéraient en présence d'acide sulfurique qui solubilise ces substances en les hydrolysant partiellement et les entraîne, en divers sens, dans la préparation. Si l'on fait ensuite arriver la liqueur iodée, on peut obtenir çà et là des zones bleuâtres qui paraissent provenir des constituants gélifiés de la membrane, mais qui, en réalité, ont pour origine les restes du contenu cellulaire. C'est ce qui m'est apparu nettement en traitant les coupes selon le procédé de Noll (*loc cit.*, p. 142). D'une façon générale l'acide sulfurique gonfle et rend entièrement soluble la membrane de *Caulerpa*; cependant on peut, dans certains cas, lorsque notamment les coupes ainsi traitées ont séjourné précédemment dans l'eau pure, ou si l'on fait arriver une solution iodée aqueuse avant que la gélification ne soit complète, obtenir une sorte de précipité granuleux qui n'est autre chose que l'assemblage d'une quantité de minuscules sphéro-cristaux sur la formation desquels nous reviendrons plus loin. Ce précipité paraît effectivement se colorer en bleu dans certaines régions ; mais cette coloration n'apparaît jamais sur les fractions de membrane dont la structure a été conservée, mais sur les points où elle a été totalement gélifiée et où les produits de cette gélification ont pu aisément se mélanger avec les substances résiduelles amylacées du contenu. On pourrait m'objecter qu'il peut y avoir là, ainsi que Noll « en avait l'impression », une substance qui ne se manifeste à nous qu'une fois débarrassée de ses combinaisons avec les autres constituants de la membrane. Cette hypothèse est d'autant plus séduisante que nous aurons l'occasion de voir qu'elle se trouve réalisée dans le cas de plusieurs Siphonales, et notamment de *Bryopsis* que l'on considère comme assez voisin de *Caulerpa*. Mais il ne semble pas que ce soit ici le cas, car la coloration devient à peine perceptible lorsque l'on opère sur des coupes qui ont été soigneusement débarrassées de leur contenu par plusieurs passages à l'hypochlorite, ainsi qu'il a été indiqué plus haut.

---

(1) J'employais d'abord, à cet effet, le mélange d'acide chlorhydrique dilué de moitié ou du tiers et de chlorate de potasse, selon la méthode indiquée par Hofmeister, qui est plus efficace que l'hypochlorite, surtout s'il s'agit d'échantillons volumineux. Mais ce procédé a l'inconvénient d'altérer les membranes en attaquant les composés pectiques. J'ai obtenu de meilleurs résultats par de courts passages consécutifs dans l'eau de Javel (2 à 3 minutes) suivis de lavages à l'eau. Le traitement est naturellement plus ou moins long selon la nature, les dimensions et l'état de conservation des échantillons.

2° MISE EN ÉVIDENCE DES COMPOSÉS PECTIQUES.

Leur présence en grande quantité se manifeste par de belles colorations, soit que l'on opère par la méthode de PETIT et DEVAUX, c'est-à-dire en utilisant l'absorption successive du ferrocyanure de potassium et d'un sel ferrique ou cuivrique, soit par la méthode de MANGIN (**10**) à l'aide du *rouge de Ruthénium* en milieu neutre ou alcalin.

Il faut avoir soin de bien nettoyer les coupes, parce que les substances protéiques fixent aussi, dans une certaine mesure, ces divers colorants. Après un long séjour dans la macération de HOFMEISTER qui détruit les matières azotées, les membranes, fortement altérées par dissociation des lamelles, se colorent toujours aussi nettement.

3° MISE EN ÉVIDENCE DE LA CALLOSE.

Trois groupes de colorants peuvent servir à déceler cette substance : d'abord les dérivés de la série benzidique (Rouge Congo, benzoazurine, etc.) en bain *alcalin* et surtout les bleus alcalins appartenant au groupe du triphénylméthane, désignés couramment sous le nom de *bleus solubles*, employés en bain légèrement *acide* (MANGIN. **5**). Plus récemment, TSVETT a fait connaître un nouveau colorant de la callose, le *réso-bleu*, obtenu par oxydation spontanée, à l'air, de la résorcine ammoniacale.

Tous ces réactifs se fixent énergiquement sur la membrane de *Caulerpa*. La callose y est donc abondante.

Au point de vue de la commodité des manipulations et de la conservation des préparations, l'emploi des bleus solubles est à recommander particulièrement. Les coupes, soigneusement lavées à l'eau de Javel, sont déposées sur la lame. On déshydrate au moyen de quelques gouttes d'alcool absolu, pour éviter autant que possible les phénomènes de gélification. On noie alors les coupes dans une grosse goutte de potasse alcoolique concentrée, qu'on laisse agir une à deux minutes. On lave à l'alcool, on éponge avec soin et l'on apporte le colorant, acidifié au préalable ou sur la lame même au moyen d'une goutte d'acide chlorhydrique dilué (à 1 p. 100 environ). La coloration est instantanée et se conserve pendant des années à la glycérine si l'on a eu soin de ne pas trop prolonger l'action de la potasse.

Il faut faire attention à ce que les bleus solubles ne teignent pas, au sens strict du mot, la callose exclusivement. Les matières azotées les fixent énergiquement, ainsi que les membranes lignifiées, et les membranes cellulosiques où les composés pectiques sont abondants (ce qui est ici le cas). Mais alors la coloration obtenue est *bleu marine*, c'est-à-dire peu différente de celle du colorant lui-même, tandis que les membranes callosiques se teignent en un bleu ciel *tirant un peu sur le vert* et très caractéristique par conséquent. Le plus souvent, cette coloration n'est obtenue qu'après action préalable de la potasse ou de la soude. C'est ainsi que la membrane de *Caulerpa*, par exemple, apparaît comme fortement colorée en bleu après un séjour de 5 à 10 minutes dans le bleu légèrement acide. Mais cela est dû aux composés pectiques et l'on n'obtient la coloration bleu ciel franche qu'après action de la potasse.

J'ai dit plus haut que ces colorations pouvaient se conserver pendant des années à la glycérine dans le cas des membranes callosiques : c'est encore là un moyen d'éviter les erreurs, car les colorations dues aux matières pectiques ou aux substances azotées disparaissent dans le liquide de montage au bout de peu de jours.

4° Recherche de la chitine.

Cette recherche est basée sur la transformation, sous l'action de la potasse, de la chitine en *mycosine* ou *chitosane* qui se colore en violet rouge par l'iode [GILSON. (2), VAN WISSELINGH, WESTER].

Cette réaction s'effectue en chauffant les échantillons en tubes scellés, à 180°, dans une solution de potasse concentrée. Nous avons déja vu combien les alcalis avaient d'action sur la membrane de *Caulerpa* : elle ne résiste pas à ce chauffage et disparaît entièrement sans laisser de résidu appréciable. Elle ne contient donc pas de chitine.

5° CONCLUSIONS.

Les résultats obtenus avec les divers colorants nous amènent donc à penser en ce qui concerne les substances fondamentales :

1° Que la membrane de *Caulerpa* ne renferme de façon appréciable *ni cellulose proprement dite, ni chitine.*

2° Que les *composés pectiques* et la *callose* s'y rencontrent en grande abondance.

Les autres méthodes microchimiques vont maintenant nous confirmer ces résultats, et nous montrer, en outre, que ces deux groupes de substances entrent pour la part la plus importante dans la composition de la membrane de *Caulerpa* (1).

B. — RECHERCHES MICROCHIMIQUES PROPREMENT DITES

1° CELLULOSE.

L'insolubilité de la membrane de *Caulerpa* dans la liqueur de SCHWEITZER à été maintes fois vérifiée. Elle peut s'y conserver pendant des mois, même après action de la macération de Hofmeister, sans que l'on puisse observer le moindre changement dans sa façon de se comporter vis-à-vis des colorants, ni recueillir le moindre précipité en étendant le liquide dans lequel elle a séjourné.

---

(1) Je ne me suis préoccupé principalement que de la recherche des substances fondamentales. Il était cependant intéressant de voir si des substances accessoires facilement décelables par les colorants, telles que l'*amyloïde*, la *lignine*, la *subérine* ou la *cutine*, n'étaient pas représentées dans la membrane de *Caulerpa*. Mais, sur des membranes débarrassées de substances azotées, je n'ai obtenu de coloration ni à l'eau iodée, ni à la fuchsine ammoniacale, ni à la phloroglucine chlorhydrique, ni à la teinture d'orcanette. Ce dernier résultat montre que la « cuticule », sur laquelle nous aurons à revenir, est d'une nature différente de celle des Végétaux supérieurs à membranes cellulosiques.

La cellulose, si elle y existait, ne pouvait donc qu'y être en très petite quantité, et l'on ne pouvait songer à l'isoler par la méthode de Schulze qui eût exigé d'assez longues manipulations et le sacrifice d'une grande quantité de matériel. Si l'on utilise la méthode de Hoppe-Seyler et Lange (chauffage à la potasse concentrée à 180°), la membrane est entièrement détruite.

On pouvait espérer de meilleurs résultats en employant le procédé plus récemment indiqué par Van Wisselingh, qui permet d'obtenir des préparations observables au microscope et m'a donné d'excellents résultats dans de nombreuses expériences préliminaires effectuées sur des membranes cellulosiques (*Spirogyra*, *Vaucheria*, coupes de Carotte et de Radis). Il consiste à chauffer des échantillons dans la glycérine, en tubes scellés, jusqu'à 300°. On décompose ainsi successivement les divers constituants de la membrane pour ne laisser subsister que le « squelette » cellulosique. Mais, ici encore, les résultats ont été négatifs : la membrane disparaît entièrement dans la glycérine, à l'exception de quelques fragments de la « cuticule », plus résistants, mais qui ne manifestent nullement les réactions de la cellulose.

2° Composés pectiques et callose.

J'ai cherché ensuite à isoler et à caractériser ces deux catégories de constituants, mais on se heurte alors à de grosses difficultés d'expérience. Elles sont dues, en premier lieu, à ce que les deux composants paraissent être très intimement unis et ne peuvent être séparés que lorsque l'on a réussi à déplacer l'acide pectique de ses combinaisons par l'action des acides forts; en second lieu, à ce qu'il existe un certain parallélisme dans l'action ultérieure des liqueurs alcalines vis-à-vis de ces deux substances.

Si, par exemple, on essaye d'extraire la callose par le procédé appliqué par M. Arnaud à l'analyse des tissus du *Bornetina Corium* (voy. Mangin. **14**), le traitement à l'eau de brome désorganise les composés pectiques qui passent en solution dans la soude diluée en même temps que la callose.

J'avais d'abord espéré pouvoir remédier à ces inconvénients en employant le chauffage à la glycérine, préconisé par Van Wisselingh. Il ressort, en effet, des expériences de cet auteur que si, d'une part, les composés pectiques sont en général décomposés par un chauffage à 210°, la callose des tubes criblés résistait jusqu'à la température de 250°. On pouvait donc entrevoir la possibilité d'isoler ces deux substances par ce moyen. Mais si j'ai pu, dans des essais préliminaires sur des membranes celluloso-pectiques, voir disparaître les composés pectiques entre 210° et 220°, je n'ai pu faire subir ce chauffage à des coupes de *Caulerpa* sans les altérer au point de les rendre méconnaissables. Des expériences témoins faites avec des fragments de *Bornetina Corium*, dont la membrane, on le sait, est presque entièrement callosique (Mangin et Viala. **1**), m'ont montré que la callose de ce champignon commençait à se gélifier dès que l'on avait atteint une température de 200° à 205°. Il se peut que la résistance plus grande de la substance des cals soit due à des conditions physiques qui nous échappent. Mais en tout cas la membrane de *Caulerpa* se montre, sous ce rapport, plus voisine de celle du *Bornetina*, et la méthode lui est inapplicable.

Procédé Mangin. — J'ai été plus heureux en ayant recours, pour enlever les composés pectiques tout en respectant la callose, à une méthode calquée sur celle qu'avait employée M. Mangin dans l'analyse des membranes celluloso-pectiques (**8**, p. 45), c'est-à-dire en déplaçant l'acide pectique de ses combinaisons par l'action d'un acide fort, dilué, puis en la solubilisant à l'aide d'une liqueur alcaline. Ce procédé m'a permis de mettre en évidence l'*acide pectique* et la *pectose* de la membrane, mais il est excessivement délicat : il faut régler soigneusement les temps de séjour des échantillons dans l'un et l'autre réactif, sinon la callose est attaquée à son tour et passe en solution.

Après d'assez longs tâtonnements, voici la manière d'opérer qui m'a donné les meilleurs résultats. Des coupes de stolons (1), pas trop fines, nettoyées à l'eau de Javel ainsi qu'il a été indiqué plus haut, sont placées dans un tube à essai en présence d'une dissolution d'acide chlorhydrique à 5 p. 100. On porte à l'ébullition au bain-marie pendant une heure. On décante soigneusement et on lave les coupes à l'eau chaude, puis on les porte de nouveau à l'ébullition dans l'eau distillée pendant un quart d'heure pour enlever complètement les traces d'acide. On les fait ensuite bouillir pendant environ une heure et demie, toujours au bain-marie, en présence d'une solution de soude à 1,5 p. 100. Les coupes se gonflent considérablement et deviennent très fragiles : il faut surveiller de près cette dernière opération et arrêter le chauffage dès que les coupes, de blanchâtres qu'elles étaient, sont devenues assez hyalines pour qu'on puisse à peine les distinguer à l'œil. On recueille d'une part les coupes, que l'on fait encore bouillir une demi-heure à l'eau distillée pour chasser ce qui pouvait rester de pectates solubles, et la liqueur sodique d'autre part.

Cette liqueur, ramenée à la neutralité, laisse déposer un précipité gélatineux légèrement teinté de jaune et relativement volumineux, qui offre tous les caractères de l'acide pectique. On peut d'ailleurs le purifier en dissolvant l'acide pectique par l'oxalate d'ammoniaque, en le précipitant par l'acétate de chaux et enfin en reprenant par l'alcool acide ainsi qu'il a été indiqué par M. Schlœsing (2).

Si l'on examine alors les coupes, qui sont assez endommagées mais dont la structure est encore très reconnaissable, on voit qu'elles se colorent immédiatement en bleu ciel par les bleus solubles, ce qui montre que la callose a été en majeure partie respectée mais amenée plus près de son point de liquéfaction. Si l'on essaye le rouge de Ruthénium, on obtient encore une légère coloration, beaucoup moins forte toutefois qu'avant tout traitement, mais qui montre qu'il subsiste encore, dans la membrane, des substances de nature pectique qui ne sont point passées en solution.

---

(1) Il faudrait réduire les temps de cuisson si l'on opérait avec des coupes de frondes, qui sont moins résistantes.

(2) V. L. Grandeau, *Analyse des matières agricoles*, 2e éd., 1883, p. 350.

Cette coloration est, selon toute vraisemblance, due à la *pectose*, insoluble (Mangin. **8**, p. 47) dans les alcalis après action des acides. On peut s'en assurer en traitant des coupes par le carbonate neutre de potasse, fraîchement préparé, qui transforme cette pectose en acide pectique. En opérant ensuite comme précédemment on n'obtient plus aucune coloration avec le rouge de Ruthénium. Cette expérience nous permet donc de nous assurer de ce que les *composés pectiques sont très abondants dans la membrane de Caulerpa* et en outre de ce *qu'ils y sont représentés en majeure partie par de l'acide pectique* (probablement sous forme de pectate de calcium) *et aussi*, *mais en moindre quantité*, *par de la pectose*.

Procédé à l'acide azotique. — La méthode que je viens d'exposer a l'inconvénient d'exiger de longues et minutieuses manipulations et de ne pas donner toujours des résultats absolument identiques avec une membrane aussi facilement décomposable par l'action des acides et des bases que l'est la membrane de *Caulerpa*. Il m'a été donné fortuitement de trouver un moyen plus simple et plus rapide d'isolement de la callose, mais qui, d'un autre côté, ne nous permet pas d'isoler l'acide pectique sous une forme aisément reconnaissable.

On sait qu'il est quelquefois assez difficile de débarrasser les échantillons d'herbier des restes de leur contenu, même par l'action du mélange acide chlorhydrique et chlorate de potasse. On peut, dans certains cas, y parvenir sans trop les détériorer, par une courte ébullition dans l'acide azotique fumant (Mangin. **9**, p. 11). En observant des coupes de *Caulerpa* ainsi traitées, je m'aperçus que, se colorant encore intensément et *directement* au bleu soluble, elles fixaient moins énergiquement le rouge de Ruthénium. Je pensai d'abord qu'il subsistait, dans les préparations, des traces d'acide qui empêchaient le colorant de prendre, mais le phénomène fut encore plus net après lavage à l'eau ammoniacale. Il ne pouvait donc s'expliquer que par la décomposition et la mise en liberté des substances pectiques (probablement sous forme de métapectates), consécutive à l'oxydation par l'acide azotique. Malheureusement cette oxydation, que je pratiquais d'abord en faisant bouillir l'acide dans un verre de montre sur la platine chauffante, aboutissait fréquemment à la complète dissociation des coupes. Reprenant alors l'expérience de plus près, je pus, en opérant comme il suit, obtenir des coupes entièrement exemptes de composés pectiques et ne donnant plus que les réactions de la callose.

Les coupes, nettoyées ou non, sont placées dans un tube à essai en présence d'acide azotique fumant. Il est bon de les laisser macérer à froid pendant quelques minutes pour éviter le grand échauffement et la dilacération qui résulteraient de l'oxydation brusque de la masse. On place ensuite le tube dans le bain-marie que l'on maintient tiède pendant quelques instants encore, puis qu'on porte à l'ébullition pendant un quart d'heure environ. Il faut s'arrêter dès que les coupes sont devenues hyalines au point d'être difficilement reconnaissables à l'œil : à ce moment, les composés pectiques ont entièrement disparu; mais si le chauffage se prolongeait, la callose serait à son tour décomposée. On décante et on lave à l'eau tiède, dans le tube même, pour ne pas trop abîmer les coupes qui sont alors excessivement fragiles. On les fait ensuite tomber dans un verre de montre contenant de l'eau ammoniacale à 50 p. 100, que l'on maintient tiède à la platine chauffante, pendant une heure environ, en agitant de temps en temps avec précaution. On lave les coupes à l'eau tiède et l'on peut se rendre compte de ce qu'elles ne fixent plus les colorants des composés pectiques mais qu'elles manifestent, par contre, la plupart des propriétés de la callose : insolubilité dans la soude ou la potasse diluées, coloration jaune à l'iode, et fortes colorations avec les bleus solubles ou les dérivés de la série benzidique.

Il faut noter, cependant, que les coupes sont devenues solubles dans la liqueur de Schweitzer. La substance primitive a donc peut-être subi une modification, mais l'ensemble des autres réactions microchimiques montre bien qu'il s'agit là d'un corps en tout cas très voisin de la callose. Nous verrons d'ailleurs plus loin que cette dernière substance peut, dans certaines conditions, devenir soluble dans la liqueur de Schweitzer (voy. p. 171).

La structure des coupes ainsi traitées étant encore, sinon parfaitement conservée, du moins très reconnaissable, il est bien évident que nous avons affaire là à une substance qui joue un rôle fondamental dans l'édification de la membrane.

Production de sphéro-cristaux. — Correns a signalé la propriété que possède la membrane de *Caulerpa* de former des sphéro-cristaux relativement volumineux quand, après l'avoir soumise pendant quelques instants à l'action de l'acide sulfurique, on arrête la liquéfaction ainsi produite par l'apport d'un peu d'eau.

Ce phénonème avait certainement été entrevu par Noll (1) chez *Derbesia* notamment, mais, faute d'opérer avec des liqueurs de la concentration voulue, il n'obtenait qu'un précipité finement granuleux qui n'attira pas autrement son attention.

Il est nécessaire, pour ce qui va suivre, d'insister un peu sur les conditions de formation de ces sphéro-cristaux.

La manière d'opérer la meilleure est, ainsi que l'a montré Correns, de placer l'échantillon sur la lame même dans une goutte d'acide sulfurique étendu d'un quart de son volume d'eau, puis, après l'avoir recouvert d'un couvre-objet, de guetter au microscope le moment où la membrane ne forme plus qu'une masse homogène par gélification et fusionnement des différentes couches constituantes, pour faire arriver un peu d'eau sous la lamelle tout en absorbant l'acide sulfurique au moyen d'un fragment de papier buvard. On voit la masse se briser

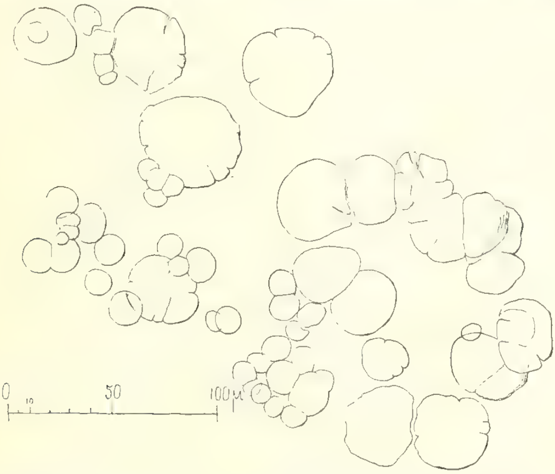


Fig. 1. — *Caulerpa racemosa.* — Sphéro-cristaux de callose après traitement des coupes par l'acide azotique.

en fragments d'abord quadrangulaires et dont les contours s'arrondissent rapidement, de façon à donner de gros sphéro-cristaux tels qu'en représente la figure 1.

Si l'on arrête trop tardivement la liquéfaction, si l'acide employé est trop concentré, la matière passe entièrement en solution ; si, au contraire, on fait arriver l'eau trop tôt ou trop brusquement, elle ne donne plus qu'un fin précipité formé d'une infinité de petits globulites plus ou moins enrobés dans une masse amorphe.

Il y a donc, pour la production du phénomène, un optimum de circonstances, déterminé par les proportions relatives des substances mises en présence, la durée de l'action de l'acide, et peut-être aussi la température, car il est possible que la chaleur dégagée par l'attaque à l'acide sulfurique entre également en jeu. C'est ce qui nous explique que Noll n'ait obtenu qu'un précipité granuleux. C'est aussi ce qui nous rend compte de ce que les sphéro-cristaux soient beaucoup plus difficiles à obtenir lorsque l'on opère sur des membranes ténues au lieu des membranes relativement épaisses des stolons et des frondes de *Caulerpa*; car, moindres seront les dimensions de la membrane, plus rapidement se fera sa liquéfaction : il faudra donc opérer très hâtivement si nous voulons assister à la formation des sphéro-cristaux. Il est même possible que, dans ce dernier cas, les dispositions moléculaires de la membrane ne se prêtent plus à cette formation. C'est pour ces raisons qu'ils sont plus difficiles à obtenir dans les rhizoïdes, où l'on peut cependant les voir se former (fig. 2) à condition cependant que la membrane n'y ait pas une épaisseur trop minime. Enfin les

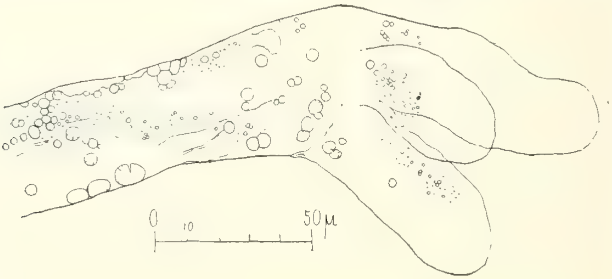


Fig. 2. — *Caulerpa racemosa.* — Production de sphéro-cristaux dans les rhizoïdes.

mêmes conditions, encore mal déterminées, causent l'irrégularité avec laquelle ils semblent se produire ou ne se produire pas chez d'autres Siphonales, où il y avait cependant, comme nous le verrons, tout lieu d'escompter leur formation.

Ceci nous amène à la question qui se pose ensuite : ces sphéro-cristaux sont-ils dus à l'ensemble des constituants de la membrane ou, sinon, par lequel de ces constituants sont-ils formés?

Les sphéro-cristaux obtenus avec des membranes normales se teignent également par les colorants de la callose et ceux des composés pectiques. Il semble donc que la première de ces deux hypothèses se trouve confirmée. Mais ce fait témoigne seulement de l'intime association de ces deux substances, car si l'on opère avec des coupes où les composés pectiques ont été détruits au moyen de l'acide azotique, on obtient encore des sphéro-cristaux aussi volumineux que précédemment (fig. 1) et qui n'offrent plus que les réactions de la callose.

Étant donné que les composés pectiques sont très répandus dans le règne végétal et ont été souvent étudiés ; que le traitement à l'acide sulfurique suivi de l'adjonction d'une liqueur iodée est l'un des plus fréquemment employés dans la technique botanique et que jamais de telles formations n'ont été signalées par les auteurs dans d'autres membranes ; il y a tout lieu de penser que les sphéro-cristaux obtenus chez *Caulerpa* sont dus à la callose seule et que la double coloration obtenue dans le cas de membranes normales était due au seul fait que la callose avait, en s'agglomérant, retenu mécaniquement des traces de substances pectiques.

Mais, de même que les coupes traitées à l'acide azotique, ces sphéro-cristaux sont solubles dans la liqueur de Schweitzer. Il y avait là un fait qui m'avait tout d'abord arrêté, car je me demandais s'il était légitime d'appeller callose un corps qui s'écartait si nettement à ce point de vue des propriétés caractéristiques de la callose telles que les a définies Mangin. Ce doute a été levé par l'étude comparative de la membrane du *Bornetina Corium*.

Il semble *a priori* que cette membrane, presque exclusivement callosique, doive, si notre interprétation est exacte, être très favorable à l'obtention de sphéro-cristaux. On en obtient en effet, mais il se trouve que, par suite des conditions que j'ai signalées plus haut, il est assez difficile de voir le phénomène s'y produire. Les filaments de ce champignon sont si enchevètrés et si riches en callose qu'il ne faut plus songer à employer des fragments tels qu'on en peut détacher avec un scalpel ou un rasoir, car, sous l'action de l'acide sulfurique, la masse s'entoure bientôt d'une sorte de magma gélatineux qui s'oppose à l'arrivée ultérieure de l'eau et ne permet la formation d'aucun globulite.

Le procédé qui m'a le mieux réussi consistait à opérer une première attaque à l'acide sulfurique sur un fragment aussi petit que possible, puis à écraser la préparation pour ne conserver que la lame ou la lamelle, suivant le cas, pour opérer ensuite une deuxième attaque sur les fragments de mycélium qui y étaient demeurés attachés. Dans ces conditions, j'ai pu obtenir de véritables sphéro-cristaux, très petits en vérité (ce qui n'est pas surprenant si l'on songe aux faibles dimensions des filaments du *Bornetina*), mais comparables à ceux que l'on obtient chez *Caulerpa* par une action trop prolongée de l'acide sulfurique.

C'était là un premier résultat, mais, ce qui plus est, si, après avoir enlevé par un petit courant d'eau toutes traces d'acide sulfurique, on apporte sous la lamelle de la liqueur de SCHWEITZER récemment préparée, en ayant soin d'en faire arriver constamment de nouvelles quantités, on voit que non seulement les fins globulites obtenus, mais encore les filaments gonflés par l'acide et transformés en une sorte de gelée, finissent par y disparaître entièrement. La callose peut donc, sous l'action des acides forts, se transformer en un corps qui en demeure très voisin par l'ensemble de ses autres propriétés mais qui est soluble dans la liqueur de SCHWEITZER.

Or on sait qu'il existe également des variétés de cellulose qui ne deviennent solubles dans le liquide cupro-ammoniacal qu'après l'action des acides, notamment chez les Péronosporées (MANGIN. **9**). De même que nous désignons du même nom les celluloses qui sont directement solubles dans la liqueur de SCHWEITZER et celles qui ne le deviennent qu'indirectement, je pense que, dans l'état actuel de nos connaissances, on peut appeler *callose* la substance qui forme les sphéro-cristaux de *Caulerpa*.

Il est intéressant de souligner avec CORRENS le fait que ces sphéro-cristaux sont nettement biréfringents et diffèrent encore, par ce caractère, de ceux que l'on peut obtenir en partant de la cellulose, selon le procédé connu de GILSON (1).

Hydrolyse microchimique. — Nous avons vu que la membrane de *Caulerpa*, soumise à l'action de l'acide sulfurique, se gélifiait rapidement. Je me suis demandé si cette gélification ne correspondait pas à une hydrolyse partielle ou totale des substances constituantes et si les produits de cette hydrolyse ne pouvaient pas être décelés sur la lame porte-objet même, par les réactifs couramment employés dans la chimie des sucres.

La difficulté consistait dans l'impossibilité de se débarrasser entièrement de l'acide sulfurique en excès qui pouvait intervenir pour gêner les autres réactions. C'est ainsi que l'on ne peut espérer aucun résultat de l'emploi de la phénylhydrazine qui est immédiatement attaquée. Mais des essais préalables effectués sur des fragments de sucres purs m'ont montré que la réaction de SELIWANOFF, qui sert à distinguer les sucres aldéhydiques des sucres cétoniques à l'aide de la *résorcine chlorhydrique*, ainsi que la réaction de *l'orcine chlorhydrique*, qui permet de distinguer les hexoses des pentoses par une coloration, rouge dans le premier cas et bleue dans le second, donnaient encore de bons résultats en présence de traces d'acide sulfurique.

Il était intéressant de voir ce qu'il résulterait de l'application de cette méthode à la membrane de *Caulerpa*.

a) *Résorcine chlorhydrique.* — Une coupe préalablement traitée par l'acide azotique, ainsi qu'il a été dit plus haut, est lavée soigneusement, puis déposée sur la lame dans une minuscule goutte d'acide sulfurique étendu d'un quart, ne dépassant pas le volume d'une tête d'épingle. La gélification commence immédiatement, on l'arrête avant que la coupe n'ait entièrement disparu, en essuyant rapidement l'acide avec un chiffon neuf plié en coin (et non un papier buvard qui laisserait des parcelles appréciables de cellulose). On noie ensuite le tout dans une goutte d'eau distillée. On y joint une goutte d'acide chlorhydrique et quelques cristaux de résorcine, puis on porte sur la platine chauffante jusqu'à apparition de vapeurs. Il ne se manifeste aucune coloration, tandis que, dans le cas d'un fragment de *sorbose* par exemple, on obtiendrait dans les mêmes conditions un liseré d'un beau rouge orangé sur le pourtour de la goutte. Le sucre obtenu est donc un sucre aldéhydique.

b) *Orcine chlorhydrique.* — Nous pouvons faire un pas de plus. En opérant comme il vient d'être dit, mais en apportant très peu d'eau distillée, pour ne trop étendre l'acide chlorhydrique fumant que l'on apporte ensuite, et en remplacant la résorcine par de l'orcine, on obtient un liseré *rouge* cerise très net. Le sucre obtenu par hydrolyse de la membrane préalablement traitée à l'acide azotique est donc un *hexose*.

Si nous opérons maintenant avec une coupe nettoyée seulement à l'hypochlorite ou à la macération de Hofmeister, nous obtenons un liseré nettement *violacé*.

Si l'on se rappelle que la *callose* donne par hydrolyse, comme la cellulose, du *glucose* (Mangin. **14**) et que d'autre part les composés pectiques fournissent de l'*arabinose*, les réactions précédentes s'expliquent parfaitement et la coloration violacée obtenue dans le second cas est due à la présence de groupements en C^5 surajoutés à l'hexose que nous avions décelé précédemment. On voit donc que cette méthode, sans être suffisante pour caractériser à elle seule les corps obtenus, vient cependant confirmer pleinement les résultats auxquels nous étions déjà arrivés par des moyens différents.

Conclusions. — Je n'ai pas cru devoir pousser plus loin ce genre de recherches qui eussent exigé avant toutes choses un matériel plus abondant que celui dont je disposais et qui m'eussent par trop amené dans le domaine de la chimie pure. Je crois cependant que les résultats qui précèdent, joints à ceux de l'analyse pour la méthode des colorants, me permettent de conclure avec certitude :

1° *Que la cellulose proprement dite n'existe pas en quantité appréciable dans la membrane de* Caulerpa.

2° Que la *callose* et les *composés pectiques* (parmi lesquels la pectose et l'acide pectique peuvent être reconnus) y jouent le rôle de *substances fondamentales*.

La callose a été signalée par Mangin (5. 6. 10. 14) chez un grand nombre de Végétaux. En ce qui concerne les Phanérogames, je rappellerai sa présence dans le cal des tubes criblés, la paroi des cellules mères des grains de pollen et les bouchons qui obturent souvent la lumière des tubes polliniques. Elle est plus fréquente encore chez les Thallophytes, où elle peut notamment contribuer à former la membrane de l'appareil végétatif (Péronosporacées) ou de certains organes reproducteurs (Mucoracées). Mais dans tous les exemples donnés jusqu'ici elle se trouvait, soit associée à la cellulose, soit isolée dans certains organes où sa liquéfaction ultérieure lui permettait de jouer un rôle spécial. Chez *Caulerpa* elle se rencontre dans la totalité de la membrane *unie seulement aux composés pectiques C'est là un type nouveau de constitution chimique de la membrane chez les Végétaux*. Nous verrons, dans le prochain chapitre, jusqu'à quel point il peut se retrouver dans la série des Siphonales.

3° Il faut enfin signaler comme une propriété nouvelle de la callose la faculté de former des sphéro-cristaux biréfringents après hydrolyse partielle par l'acide sulfurique.

C. — RÉPARTITION DE LA CALLOSE ET DES COMPOSÉS PECTIQUES DANS LES DIVERS ÉLÉMENTS DE LA MEMBRANE DE CAULERPA.

Pour la commodité de l'exposé, nous avons considéré jusqu'ici la membrane (membrane proprement dite et trabécules) comme formant un tout homogène : nous allons voir maintenant dans quelle mesure il était légitime de le faire.

1° Membrane proprement dite.

Il ne m'a jamais été donné de trouver la callose ou les composés pectiques répartis indépendamment les uns des autres dans l'épaisseur même de la membrane. Cependant, si l'on vient à éliminer les composés pectiques, soit par le procédé Mangin, soit par l'acide azotique, ou simplement à déplacer l'acide pectique de ses combinaisons par un séjour prolongé dans la macération de Hofmeister, on peut voir, sous le poids du couvre-objet, les différentes lamelles s'effondrer en glissant les unes sur les autres à la façon d'une pile d'ardoises. On pourrait en inférer que ces lamelles sont maintenues les unes contre les autres par un ciment pectique. Mais ce n'est là qu'une hypothèse qu'il m'a été impossible de vérifier directement, même en employant de forts grossissements, par suite de la façon énergique dont les colorants des substances pectiques se fixent dans toute la membrane.

Zone cuticulaire et couche cuticulaire. — Il en est autrement si nous étudions, non plus la disposition particulière des deux constituants, mais leur présence globale. On constate alors, que l'on emploie les réactifs iodés, les bleus solubles ou le rouge de Ruthénium, la présence, à la partie externe de la membrane, d'une zone beaucoup plus intensément colorée pouvant atteindre une vingtaine de μ d'épaisseur dans des coupes de stolons. Elle se distingue également du reste de la membrane par une résistance plus grande aux divers agents chimiques, acides ou bases, et l'on peut facilement la mettre en évidence en soumettant les coupes, par exemple, à l'action de la potasse alcoolique ; on la voit alors se soulever et se séparer des couches demi-gélifiées de la préparation, ainsi que le représentent les figures 3 et 4.

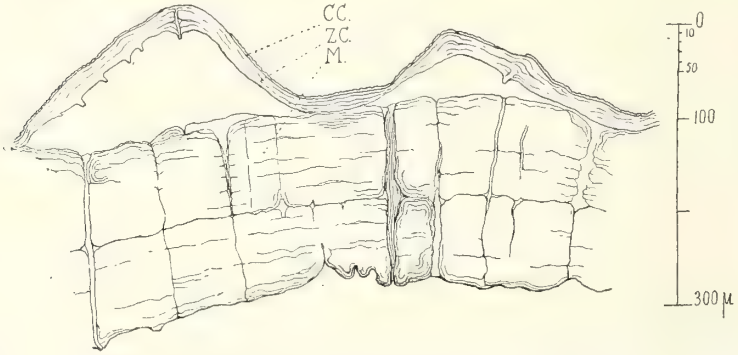


Fig. 3. — *Caulerpa racemosa.* — Portion d'une coupe de stolon âgé, après action de la potasse alcoolique concentrée : CC, couche cuticulaire ; ZC, zone cuticulaire ; M, membrane proprement dite.

Nægeli (1) avait déjà remarqué les propriétés particulières de cette région de la membrane qu'il avait désignée sous le nom d'« Extracellular-substanz ». Il semble bien aussi que ce soit là ce que beaucoup d'auteurs ont considéré comme la « cuticule » de la plante. Cependant, si l'on emploie des réactifs plus énergiques, comme l'acide iodhydrique ou l'acide sulfurique étendu du quart, on voit cette zone disparaître pour ne plus laisser subsister qu'une mince pellicule de l'ordre du μ qui représente la couche la plus externe de la membrane *et qui se colore encore nettement au rouge de Ruthénium et aux bleus solubles*. Enfin, cette pellicule se désagrège à son tour par l'action de l'acide sulfurique concentré ou une ébullition suffisamment prolongée dans l'acide azotique. On a donc l'impression d'être en présence de différences d'ordre *physique* et non plus chimique, d'une sorte d'état pour ainsi dire aggloméré de la substance qui vient accroître à ce niveau la résistance de la membrane.

L'extrême couche cuticulaire, telle qu'on l'obtient après l'action de l'acide sulfurique, fixe beaucoup plus énergiquement les colorants des composés pectiques que ceux de la callose : il en est de même de la zone cuticulaire, bien que le dernier de ces corps y soit encore décelable. Remarquons que cette accumulation des composés pectiques dans les couches les plus externes de la membrane n'est pas un fait isolé chez les algues : elle a été signalée par SAUVAGEAU notamment, chez *Ectocarpus fulvescens*, et s'est trouvée générale chez toutes les Siphonales et les Siphonocladiales que j'ai eu l'occasion d'examiner. Ce fait n'est pas sans présenter d'analogies avec le phénomène de concrétion du pectate de chaux à la périphérie des membranes de certains végétaux cellulaires, qui aboutit à la formation des cadres et ornements étudiés par MANGIN (**8**).

Il faut noter, en outre, qu'il apporte une présomption de plus en faveur de l'hypothèse de cet auteur suivant laquelle la *cuticule* elle-même des végétaux supérieurs serait d'origine pectique et due à une transformation ultérieure de ces substances (**9**, p. 41).

Dans le cas qui nous occupe, toutefois, étant donné que les réactions caractéristiques de la *cutine* proprement dite ne peuvent être obtenues, j'estime qu'il serait préférable de remplacer le mot de *cuticule* par celui de *couche cuticulaire* pour désigner la couche la plus externe de la membrane, celle qui donne à la plante l'aspect vernissé qui se manifeste à première vue; en appelant *zone cuticulaire* la région « renforcée » qui se trouve immédiatement en dessous.

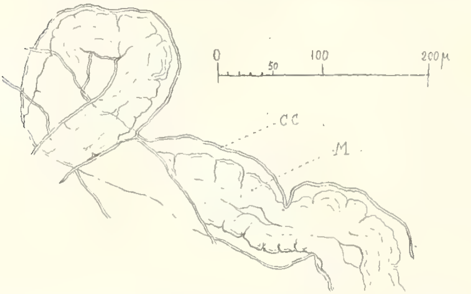


Fig. 4. — *Caulerpa racemosa.* — Rhizoïdes traités par la potasse alcoolique. La membrane proprement dite, M, très gonflée, s'est séparée de la couche cuticulaire CC.

La couche cuticulaire revêt entièrement la plante dans toutes ses parties; on la retrouve dans les rhizoïdes où elle se laisse aisément séparer par la seule action de la potasse alcoolique (fig. 4). La zone cuticulaire, par contre, n'existe pas dans les rhizoïdes les plus fins, ni d'une façon générale dans les organes jeunes de la plante; elle se trouve surtout bien développée dans les frondes adultes et les stolons.

2° Trabécules.

Ils sont en partie formés, comme la membrane proprement dite, par apposition successive de lamelles concentriques. Ces lamelles se comportent vis-à-vis des colorants de la même façon que celles de la membrane, tout en étant plus sensibles à l'action des acides et des bases : ce qui est probablement dû à ce qu'elles ont une épaisseur moindre. Mais, sauf dans les parties les plus jeunes de la plante, les trabécules n'ont pas une structure absolument homogène. Si l'on plonge une coupe dans l'acide sulfurique étendu d'un quart et que l'on suive au microscope la marche de la gélification, on voit d'abord les différentes lamelles se gonfler et disparaître successivement, puis, avant que la préparation ne soit entièrement détruite, l'attaque subit un temps d'arrêt. Les trabécules sont alors réduits à un lacis de filaments très ténus (de l'ordre du μ), qui en occupaient primitivement la région centrale et pouvaient s'y trouver réunis en faisceaux, par anastomoses successives des gaines enveloppantes.

On peut se rendre compte de cette disposition par l'examen de la figure 5. L'échantillon A a été traité par le procédé Mangin décrit plus haut, l'échantillon B par la cuisson à la glycérine vers 220°. Dans les deux cas l'élimination des composés pectiques n'avait pas été complète, ils s'étaient rassemblés dans les espaces lacunaires subsistant entre les gaines gonflées. En faisant arriver du rouge de Ruthénium sous la lame on pouvait alors distinguer, sur le fond fortement coloré, de minces filaments incolores que j'appellerai les *filaments axiaux*. On peut également les mettre en évidence par l'ébullition à l'acide azotique. Ils sont donc plus résistants aux divers agents chimiques que le reste du trabécule. Cependant, comme pour la cuticule, il n'y a là probablement qu'une différence d'ordre physique, car ils manifestent toujours les réactions de la callose, et l'on peut, si l'action des réactifs n'a pas été poussée aussi loin que dans les expériences précédentes, y déceler aussi la présence des composés pectiques.

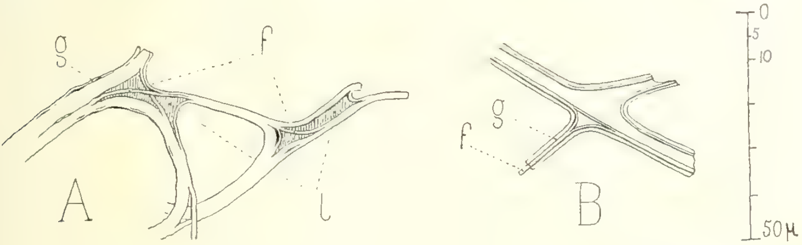


Fig. 5. — *Caulerpa racemosa.* — Structure des trabécules âgés : *f*, filaments axiaux ; *g*, gaines d'accroissement. Les composés pectiques se sont rassemblés dans les espaces lacunaires *l*.

Ces filaments axiaux représentent vraisemblablement les trabécules initiaux qui ont été peu à peu enrobés et soudés les uns aux autres par les lamelles d'accroissement successives. Mais il faut noter que les trabécules jeunes, où l'on reconnaît la présence des mêmes constituants, sont loin de présenter la même résistance aux agents chimiques. Nous pouvons donc conclure qu'il se passe là un phénomène un peu analogue à ce qui se passait pour la membrane proprement dite : *les parties les plus âgées y deviennent peu à peu les plus résistantes.*

Il faut ajouter que la substance qui forme les filaments axiaux ne rappelle que de loin celle de la couche cuticulaire, car elle est désagrégée bien avant elle par les solutions alcalines concentrées ou les acides forts.

3° Point d'insertion des trabécules.

En partant de ces données, il était intéressant d'étudier les rapports des trabécules avec la couche cuticulaire (fig. 6). On sait en effet que Noll (**2**), se basant sur des expériences effectuées soit avec l'eau iodée, soit avec divers colorants, considère que les trabécules peuvent jouer un rôle dans l'absorption des substances minérales par la plante et contribuer ainsi à la nutrition du réseau protoplasmique qui les recouvre. Pour Janse (**1**) d'autre part, ils n'auraient qu'un rôle purement mécanique et empêcheraient la membrane de se déformer sous l'influence de la turgescence.

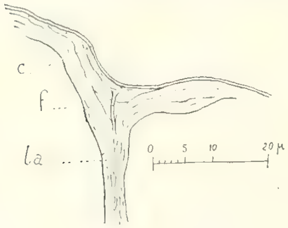


Fig. 6. — *Caulerpa prolifera.* — Portion d'une coupe de fronde montrant l'insertion du filament axial, *f*, sur la couche cuticulaire, *c* ; *la*, lamelles d'accroissement.

Si l'hypothèse de Noll est conforme à la réalité, il semble bien que nous devions trouver au point d'insertion des trabécules une diminution dans l'épaisseur de la couche cuticulaire, peu favorable aux phénomènes d'absorption ; si, au contraire, les trabécules sont de simples organes de renforcement de l'appareil végétatif, il serait logique que la couche cuticulaire fût, sinon renforcée, du moins aussi épaisse que partout ailleurs en ce point.

Je me suis adressé, pour cette étude, à des coupes prélevées sur des frondes de *Caulerpa prolifera*.

Si l'on considère des trabécules assez âgés, on peut se rendre compte de leur mode d'insertion en traitant les coupes par l'acide sulfurique étendu du quart. On voit, comme il a été dit plus haut, disparaître successivement les lamelles des trabécules, puis les filaments axiaux. Il ne reste alors, pendant un nouveau temps d'arrêt, que la couche cuticulaire et, sur une longueur de quelques μ, la portion des filaments axiaux qui en est immédiatement voisine : ce qui fait ressembler les fragments de membrane à de minuscules planches traversées d'une quantité de petits clous. L'analogie est d'autant plus frappante, au premier abord, que chacun des filaments est entouré à son point d'attache d'un cercle hyalin simulant la tète du clou. Mais en regardant les membranes de profil, aux points où elles se sont repliées sous l'action de l'acide, on s'aperçoit que ce cercle n'est que la trace d'un cône formé à ce niveau par l'enfoncement de la couche cuticulaire dans les lamelles sous-jacentes.

Peu à peu, les filaments axiaux disparaissent entièrement et la couche cuticulaire, qui subsiste alors seule et résiste désormais à l'action du réactif, nous apparaît comme trouée d'un grand nombre de petits renfoncements coniques (fig. 7). *Il y a donc interruption de cette couche cuticulaire au niveau du point d'insertion des trabécules*, et ceci vient fournir un nouvel argument en faveur de l'hypothèse de Noll.

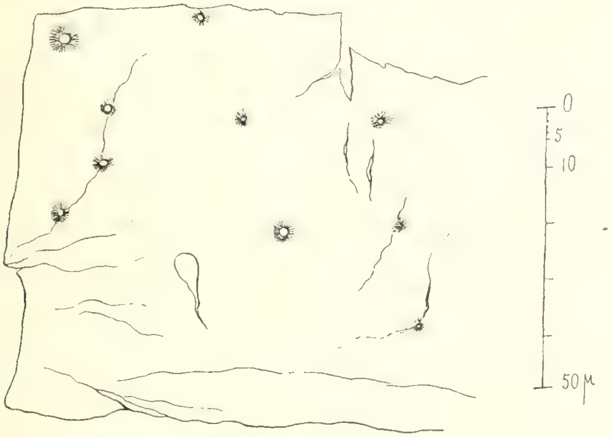


Fig. 7. — *Caulerpa prolifera.* — Fragment de la couche cuticulaire d'une fronde, montrant les cônes d'insertion des trabécules. (Traité par l'acide sulfurique étendu de 1/4.)

Mais, d'autre part, si l'on examine de profil ces petits cônes sur des préparations colorées au rouge de Ruthénium, qui les teint énergiquement, on remarque à l'aide de forts grossissements (immersion 1/12) qu'à chacun d'eux correspond un léger épaississement de la couche cuticulaire. Les dessins faits à la chambre claire sont peu démonstratifs, vu les faibles dimensions de toutes ces formations : je me suis efforcé d'en donner une idée, toutes proportions gardées, dans le schéma ci-joint (fig. 8).

On voit donc que les deux hypothèses signalées plus haut s'accordent également avec les faits mis en lumière par l'étude anatomique de la membrane et que, si d'une part l'absorption est favorisée par la disparition de la couche cuticulaire dans la région centrale du point d'insertion, de l'autre, une résistance plus grande à l'arrachement y est assurée par l'épaississement des surfaces latérales du cône d'insertion.

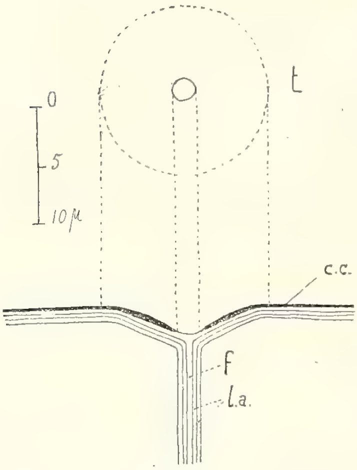


Fig. 8. — *Caulerpa prolifera*. — Cône d'insertion d'un trabécule : *t*, trace horizontale du cône ; *cc*, couche cuticulaire ; *f*, filament axial ; *la*, lamelles d'accroissement. (Schématisé en doublant les données fournies par l'observation à l'immersion au 1/12.)

Je me suis attardé à la description de ces dispositions de détail plus longuement peut-être que le sujet ne semblait le mériter au premier abord. On remarquera cependant l'importance que présente au point de vue de la physiologie de la plante la confirmation de la théorie de Noll. Les Caulerpes sont, à ma connaissance, le seul exemple de Végétaux où le protoplasme se présente en une masse *continue* de proportions aussi grandes. Le rapport entre la surface d'absorption et le volume total de la plante y paraîtrait excessivement réduit si l'on supposait que l'apport des substances minérales se faisait exclusivement par la voie des couches protoplasmiques superficielles. De plus, le revêtement vernissé protecteur que forme la couche cuticulaire à la partie externe de la membrane ne semble guère favorable à l'accomplissement des phénomènes d'osmose à ce niveau.

L'étude anatomique que nous venons de faire nous permet d'envisager les choses tout autrement. La couche cuticulaire est littéralement criblée de petites ouvertures qui sont autant de voies ouvertes à l'absorption des sels contenus en solution dans l'eau de mer. Ces sels peuvent cheminer par la voie des trabécules ainsi que le faisaient les colorants de Noll jusqu'à une certaine profondeur dans le thalle lui-même. Les mouvements protoplasmiques continus qui règnent le long de ces organes peuvent les transporter ensuite dans toutes les portions de la plante. Il n'est plus étonnant, dès lors, que le protoplasme puisse prospérer sous cette forme ramassée qui nous surprend au premier abord, alors que, à ne considérer que les autres Siphonales, son laminage et son fractionnement en petites masses semblaient lui créer de meilleures conditions de végétation.

En résumé, chez ces algues curieuses, l'augmentation de la surface par rapport au volume a été réalisée *en dedans*, à l'inverse des autres Végétaux où le même but a été atteint par des proliférations *externes* de toute sorte. Ceci n'empêche nullement d'ailleurs que les trabécules puissent, en même temps, jouer vis-à-vis de la turgescence le rôle que leur attribue Janse, dont les expériences à cet égard sont très démonstratives.

Il me reste à signaler que, si la perforation de la couche cuticulaire a pour la plante les avantages que nous venons de voir, elle n'est pas sans présenter quelques inconvénients. Ces zones moins défendues sont des portes ouvertes à tous les parasites qui menacent sans cesse les Végétaux et surtout les Végétaux marins. On y trouve souvent fixées de petites algues épiphytes qui prolifèrent ensuite aisément en s'insérant entre les lamelles successives de la membrane. La figure 9 en est un

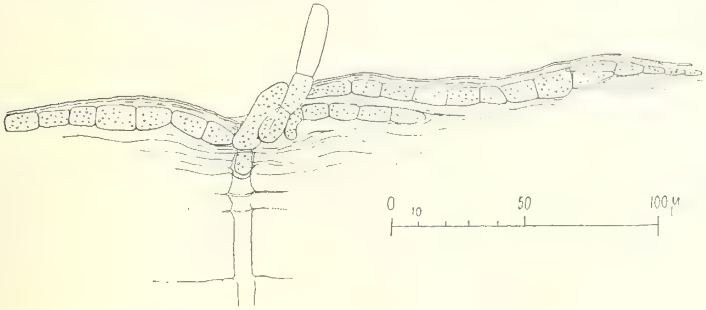


Fig. 9. — *Caulerpa racemosa.* — Algue parasite insérée entre les lamelles de la membrane : on remarquera que l'attaque a débuté au point d'insertion d'un trabécule.

exemple des plus nets. Ces parasites, dont les parties externes avaient toujours été plus ou moins endommagées par les diverses manipulations, n'ont malheureusement pas pu être déterminés.

CHAPITRE II

RECHERCHES SUR LA MEMBRANE DES AUTRES SIPHONALES

Mes recherches ont été effectuées sur un certain nombre d'espèces choisies parmi les principaux représentants des diverses familles; tous échantillons de détermination certaine, provenant de l'herbier du Muséum ou gracieusement communiqués par les auteurs.

J'ai suivi la méthode que j'avais précédemment appliquée à l'étude de la membrane de *Caulerpa;* mais ayant souvent ici à examiner des échantillons d'herbier, desséchés depuis longtemps, je me suis vite aperçu qu'il fallait, au préalable, laisser les membranes reprendre un certain degré d'hydratation pour avoir des résultats comparables avec les colorants. Une macération de vingt-quatre heures dans l'eau, suivie d'un séjour égal dans le mélange eau-alcool-glycérine, se sont en général montrés suffisants.

Je me suis basé, dans cette étude, sur la classification publiée par WILLE en 1910 dans les suppléments des Pflanzen-Familien d'ENGLER et PRANTL. J'ai donc considéré, d'après cet éminent algologue, les Siphonales comme formant un groupe à part dans l'ensemble des autres algues vertes et je me suis surtout attaché à comparer entre eux les divers types de constitution de la membrane que j'y avais rencontrés. Étudier en détail les relations que ce groupe peut présenter avec les groupes voisins m'eût entraîné trop loin du plan que je m'étais tracé. Je dois cependant signaler qu'ayant eu l'occasion d'examiner la membrane d'un assez grand nombre d'algues vertes, Conjuguées, Protococcacées, Oedogoniacées, et particulièrement *Siphonocladiales*, j'y ai toujours trouvé de la *cellulose vraie*, à la différence, comme on le verra, de ce qui résulte de mon étude sur la plupart des Siphonales.

En ce qui concerne les Codiacées, j'ai suivi la nomenclature spécifique de A ET E. S. GEPP, dont les travaux, poursuivis depuis un certain nombre d'années, font autorité en la matière. J'ai conservé toutefois l'ancienne division de la famille en Codiées et Udotées seulement, division qui est assez commode et répond, comme nous le verrons, à un ensemble de caractères communs au point de vue de la composition de la membrane.

Je diviserai donc le groupe des Siphonales ainsi qu'il suit :

Caulerpacées.
Bryosidacées.
Derbesiacées.
Codiacées. { Codiées. / Udotées.
Vaucheriacées.
Phyllosiphonacées.

Les résultats obtenus, à part quelques exceptions que nous relèverons en leur temps, permettent d'y considérer trois types différents de composition chimique de la membrane.

1° UDOTÉES. — C'est la seule série, dans les cinq dernières familles, qui m'ait montré d'une façon constante la composition *calloso-pectique* de la membrane avec absence de cellulose en quantité appréciable, telle que nous l'avons rencontrée chez les Caulerpacées. Voici la liste des échantillons examinés :

Chlorodesmis comosa Bail. et Harv.
Avrainvillea lacerata (Harv.) J. Ag.
Cladocephalus scoparius Howe.
Penicillus capitatus Lamk.
Tydemania Expeditionis Web. v. B.
Halimeda Opuntia (L) Lamour.
— *Tuna* (Ell. et Sol.) Lamour.
Rhipocephalus oblungus (Dcne.) Kütz.
Flabellaria petiolota Trevisan.
[= *Udotea Desfontainii* (Lam.) Dcne.]

La callose paraît seulement être un peu moins abondante chez *Halimeda Opuntia* que dans les autres espèces, mais ses réactions sont encore très nettes cependant.

2° BRYOPSIDACÉES, DERBESIACÉES, CODIÉES. — Espèces examinées :

Bryopsis plumosa (Huds.) Ag.
— *duplex* De Not.
Pseudobryopsis myura (J. Ag.) Berth.
Derbesia Lamourouxii (J. Ag.) Solier.
Derbesia tenuissima (De Not.) Crouan.
Codium Bursa (L.) Ag.
— *tomentosum* (Huds.) Stack.
Pseudocodium de Vriesii (Web. v. B.)

A l'exception de *Pseudobryopsis* et de *Pseudocodium*, sur lesquels nous reviendrons ensuite, les autres espèces m'ont montré des caractères communs et assez constants.

Les *composés pectiques* y sont toujours très abondants, la *callose* assez abondante, mais dans ce groupe apparaît un troisième constituant : la *cellulose*.

Ce corps existe ici en si faible quantité que sa présence peut passer inaperçue si l'on cherche à le caractériser par l'action de l'acide iodhydrique iodé fumant précédée de celle de la potasse alcoolique. Nous avons vu, en effet, que dans ces conditions les membranes calloso-pectiques devenaient immédiatement solubles dans les liquides de montage. La petite quantité de cellulose qui existe ici ne suffit pas à arrêter cette liquéfaction qui rend impossible toute réaction colorante. Mais, si l'on vient à traiter les membranes par l'acide iodhydrique iodé seul, ou par le chlorure de zinc iodé, ou encore par action successive de l'iode et de l'acide sulfurique, on voit alors apparaître une coloration qui peut être nettement violette (*Bryopsis*) ou d'un rouge plus ou moins violacé (*Derbesia*, *Codium*), ce qui ne se produisait pas avec la membrane des Caulerpes ou des Udotées examinées.

Ce n'est pas là, à vrai dire, la réaction caractéristique de la cellulose en présence des réactifs iodés ; mais cela est dû, à mon avis, à la grande abondance des composés pectiques et de la callose qui, se colorant en jaune pouvant aller jusqu'à l'orangé rougeâtre, masquent la réaction bleue de la cellulose et donnent avec elle du violet. D'ailleurs, pour des raisons difficilement explicables, j'ai toujours vu, en faisant arriver de l'eau sur les préparations obtenues de la façon qui précède, cette coloration virer au *bleu violet* franc pendant quelques instants, pour disparaître bientôt après.

En outre, ces membranes se teignent, après action de la potasse cette fois, par les colorants de la série azoïque du groupe de l'*orseilline*, spéciaux, comme on le sait, à la cellulose. Enfin si l'on fait séjourner les échantillons pendant quelques jours dans la liqueur de Schweitzer récemment préparée, en ayant soin de renouveller fréquemment le solvant, toute ces colorations sont fortement atténuées et peuvent même disparaître complètement.

Il semble donc bien que la cellulose entre dans la composition de ces membranes. Cependant, quand on essaye de l'isoler par l'action successive des acides et des liqueurs alcalines ou *par le chauffage à 300° dans la glycérine*, on s'aperçoit que la membrane disparaît complètement sans laisser de résidu appréciable. Peut-être faut-il voir là une hémi-cellulose? Il me semble plus naturel de conclure, étant donné que cette substance manifeste les réactions colorantes caractéristiques de la cellulose, que c'est bien ce dernier corps qui existe dans les membranes considérées, *mais qu'il s'y trouve en proportions insuffisantes pour conserver à ces membranes leur structure lorsque l'on a détruit ou enlevé les autres constituants*. Ainsi se trouve expliquée et en partie corroborée l'observation de Noll (**1**. p. 142) qui, traitant les membranes de *Derbesia* et de *Bryopsis* successivement par l'acide sulfurique et le chlorure de zinc iodé, avait « l'impression que la membrane de ces algues était formée de deux substances : l'une colorée en bleu par le chlorure de zinc et pouvant être extraite par l'action de l'acide sulfurique, et l'autre grossièrement grenue, qui se colore en jaune rougeâtre par le chlorure de zinc ». Seulement cette dernière portion correspond, en réalité, à deux groupes de substances différentes, callose et composés pectiques, ce qui porte à trois le nombre de sortes de constituants principaux de la membrane.

Les réactions sont, dans l'ensemble, très comparables en ce qui concerne *Bryopsis*, *Derbesia* et *Codium*; il se manifeste cependant quelques différences de détail :

La *callose* et la *cellulose* sont beaucoup plus abondantes chez *Bryopsis* et *Derbesia* que chez *Codium*, où les composés pectiques paraissent jouer le rôle principal. Entre les deux premiers genres même, on peut se rendre compte de ce que la membrane de *Bryopsis* est teinte beaucoup plus facilement par les divers colorants que celle de *Derbesia*, que l'on ne parvient souvent à colorer qu'après une action prolongée des acides et de la potasse alcoolique (notamment chez *Derbesia tenuissima*). Enfin, pour le même genre *Codium*, la membrane de *C. Bursa* apparaît comme beaucoup plus riche en callose que celle de *C. tomentosum* où elle ne se montre réellement abondante qu'au niveau des épaississements annulaires et des renforcements terminaux de la membrane, qui forment comme une calotte à la face externe des filaments de la zone « corticale ».

On voit donc que, s'il y a *analogie*, il n'y a pas *identité* dans la nature chimique de ces membranes; mais les différences deviennent d'ordre bien supérieur si nous considérons les genres *Pseudocodium* et *Pseudobryopsis*. Il ne m'a pas été possible, en effet, de déceler la moindre trace de cellulose dans le premier. Si elle existe dans le second, cela ne peut être qu'en quantité excessivement faible. On obtient bien par l'iode et par l'acide sulfurique une coloration légèrement violacée, mais je n'ai pas pu obtenir, comme dans les autres cas, la régression bleue de cette coloration.

La callose et les composés pectiques, par contre, s'y sont montrés très abondants, et il existe, au point de vue de la teneur en callose, une différence considérable entre le genre *Codium* et le genre *Pseudocodium*.

3° VAUCHERIACÉES, PHYLLOSIPHONACÉES. — J'ai eu l'occasion d'examiner :

Vaucheria sessilis (Vauch.) D. C.
— *ornithocephala* Ag.
— *hamata* (Vauch.) Lyngb.
— *geminata* (Vauch.) D. C.
— *Thureti* Woron.
Vaucheria piloboloides Thur.
Dichotomosiphon tuberosus (A. Br.) Ernst.
Dichotomosiphon pusillus Collins (1).
Phyllosiphon Arisari Kuehn.

Pour ce qui est du genre *Vaucheria*, les résultats ont été constamment identiques. La membrane s'y montre formée de *cellulose* (2) associée aux composés pectiques. Outre qu'elle fournit les réactions colorantes caractéristiques de ces corps, elle ne devient pas gélifiable à l'eau après action de la potasse alcoolique, elle résiste au chauffage à 300° dans la glycérine et disparaît presque entièrement après un séjour de 2 à 3 jours dans la liqueur de SCHWEITZER en laissant un résidu qui prend les colorants des substances pectiques. Elle ne renferme pas de *callose*. C'est donc là un type de membrane très différent de ceux que nous avons rencontrés jusqu'ici chez les Siphonales.

La cellulose se retrouve également dans le genre *Phyllosiphon* mais la membrane de cette algue diffère de celle de *Vaucheria* par sa faible teneur en composés pectiques, et aussi par une forte cutinisation qui lui donne une résistance beaucoup plus grande aux divers réactifs. Il faut, en effet, un séjour de 7 à 8 jours dans la liqueur de SCHWEITZER, fréquemment renouvelée, pour en éliminer la cellulose. La membrane est alors très bien conservée anatomiquement et ne se colore que faiblement au rouge de Ruthénium, à l'inverse de ce qui se passait chez *Vaucheria*.

---

(1) Gracieusement communiqué par M. COLLINS, auquel j'en exprime ici toute ma reconnaissance.

(2) Ce corps avait déjà été reconnu chez cette algue par différents auteurs et notamment par GILSON (1) qui a pu l'y obtenir à l'état de sphéro-cristaux.

Enfin, en ce qui concerne le genre *Dichotomosiphon*, les résultats sont tout à fait aberrants. La composition de cette membrane se rapproche entièrement en effet de celle des Caulerpacées et des Udotées. Bien que ERNST (1) considère cette membrane comme cellulosique, il ne m'a jamais été donné d'y obtenir les réactions colorantes caractéristiques de la cellulose. De plus elle disparaît entièrement dans la glycérine à 300°. Il faut d'ailleurs noter que cet auteur reconnaît n'avoir obtenu aucune coloration bleue par le chlorure de zinc iodé, mais seulement *par l'iode et l'acide sulfurique*. Comme il se trouve précisément que cette algue renferme des matières amylacées de réserve en grande abondance, je pense que l'on peut expliquer cette coloration bleue de la même façon que nous l'avons fait pour *Caulerpa* (v. p. 160) et la mettre sur le compte d'un nettoyage incomplet des échantillons.

Nous verrons plus loin comment ce désaccord apparent vient au contraire donner une force nouvelle aux considérations systématiques développées par ERNST dans son intéressant travail.

Conclusions. — J'ai essayé de traduire par des chiffres, dans le tableau ci-joint (v. tableau I), les résultats que je viens d'exposer. Je ne me dissimule nullement ce que ce procédé peut avoir d'artificiel, puisqu'il repose, non sur des mesures véritables mais sur des appréciations. Cependant, étant donné d'une part que ce tableau résume les données fournies par un grand nombre d'expériences, et d'autre part que je me suis borné à y exprimer des conclusions simples (absence, présence à peine décelable, présence, abondance) auxquelles il est toujours possible d'arriver, il exprime, à condition qu'on veuille bien ne pas trop s'arrêter à sa forme arithmétique, des faits réels. Il a en outre le grand avantage de résumer sous une forme claire lesdites conclusions et d'en permettre une comparaison facile.

Tableau 1.

	CELLULOSE.	CALLOSE.	COMPOSÉS PECTIQUES.
Caulerpa	0	3	3
Bryopsis plumosa	1	2	3
— duplex	1	2	3
Pseudobryopsis myura	0?	3	3
Derbesia Lamourouxii	1	2	3
— tenuissima	1	1	3
Codium Bursa	1	2	3
— tomentosum	1	1	3
Pseudocodium de Vriesii	0	3	3
Chlorodesmis comosa	0	3	3
Avrainvillea lacerata	0	3	3
Cladocephalus scoparius	0	3	3
Penicillus capitatus	0	3	3
Tydemania Expeditionis	0	3	3
Halimeda Opuntia	0	2	3
— Tuna	0	3	3
Rhipocephalus oblungus	0	3	3
Flabellaria petiolata	0	3	3
Vaucheria	3	0	3
Dichotomosiphon tuberosus	0	3	3
— pusillus	0	3	3
Phyllosiphon Arisari	3	0	1

0, absence. 1, présence décelable. 2, assez grande abondance. 3, grande abondance.

Nous reviendrons avec plus de fruit, après l'étude anatomique qui fait suite à cette première partie, sur les données que peut nous fournir l'examen des analogies et des différences qui se manifestent dans la composition des différentes membranes envisagées. Bornons-nous à remarquer pour le moment :

1° *Que la composition chimique de la membrane manifeste une assez grande variabilité dans le groupe des Siphonales.*

2° *Que l'on peut cependant y distinguer deux groupes princi-*

paux comprenant : le premier, les Caulerpacées, les Bryopsidacées, les Derbesiacées, les Codiacées, et le genre Dichotomosiphon qui possèdent une membrane calloso-pectique dans laquelle la cellulose proprement dite n'entre jamais en proportions considérables; le second, les genres Vaucheria et Phyllosiphon où la membrane est celluloso-pectique avec absence de la callose.

DEUXIÈME PARTIE

LES PHÉNOMÈNES DE MORCELLEMENT DU THALLE CHEZ LES SIPHONALES

Les algues de ce groupe sont caractérisées par le fait qu'elles présentent en général un thalle continu, c'est-à-dire non cloisonné. Mais la croissance des individus ne saurait être indéfinie et, à de certains moments, on voit toujours leur protoplasme se morceler, soit consécutivement à des traumatismes, soit par le jeu normal de son évolution physiologique. Ce morcellement de la plante est toujours accompagné de formations membraneuses ayant pour effet soit de le préparer, soit d'en réparer les suites.

Je ne m'étais d'abord proposé que de voir, par des exemples choisis dans les diverses catégories de Siphonales, si les différences qui s'y manifestaient dans la composition chimique de la membrane ne se traduisaient pas aussi, dans ces circonstances particulières, par des phénomènes différents ayant pour siège cette membrane. Je me suis vite aperçu qu'une étude de ce genre touchait à des questions trop intimement liées à la physiologie générale des Végétaux, et révélait des formations si diverses et si complexes, qu'elle ne pouvait être faite avec fruit qu'à la condition de s'être, au préalable et autant que possible, rendu compte du mécanisme général et de la signification de ces phénomènes. J'ai donc été amené à présenter, dans la seconde partie de ce travail, comme une sorte de révision succincte des modes de morcellement du protoplasme signalés chez les Siphonales et s'appuyant tant sur les données de la bibliographie que sur l'examen personnel des échantillons que j'avais pu me procurer.

J'ai été conduit à désigner sous le nom de *fractionnement*, par opposition au terme de *cloisonnement*, des phénomènes qui me sont apparus comme différents, tant au point de vue anatomique qu'au point de vue physiologique, des phénomènes de cloisonnement proprement dits, tels qu'ils ont été décrits chez les Végétaux à cellules uni ou pluri-nucléées.

Nous reviendrons, après les avoir étudiés de près, sur les caractères anatomiques de ces phénomènes; qu'il me soit permis de dire seulement ici que j'ai considéré comme un *fractionnement* tout morcellement d'une masse protoplasmique initiale aboutissant à la formation de deux individus désormais différents, et que j'ai réservé le terme de *cloisonnement* aux cas où les deux parcelles de protoplasme séparées pouvaient être considérées comme faisant encore partie d'un même individu. Je n'ignore pas combien ce serait prêter à la discussion et à la critique que de considérer ce critérium comme ayant un caractère absolu, mais cette terminologie n'exclut nullement la possibilité de trouver des transitions entre l'un et l'autre de ces procédés de morcellement du contenu protoplasmique de la plante : nous en trouverons même des exemples. Je n'ai pas cru toutefois devoir aborder ici de trop près ce gros problème, si intéressant qu'il soit au point de vue de la physiologie des algues, parce que sa solution ne pourra vraisemblablement nous être donnée que par l'étude approfondie du cloisonnement chez les Siphonocladiales.

En ce qui concerne le seul groupe des Siphonales, je ne me dissimule pas les lacunes et les imperfections de ce bref exposé. Cette brièveté même m'était imposée par la préoccupation de ne pas sortir des limites que je m'étais primitivement assignées, quitte à revenir plus tard, par des recherches plus détaillées, sur les points qui se seraient montrés d'un intérêt plus particulier. J'espère néanmoins y avoir décrit quelques faits nouveaux et y avoir mis en lumière quelques données qui seront susceptibles de fournir un secours, si minime soit-il, aux botanistes qui désireraient élucider d'une manière plus complète les phénomènes envisagés.

Ainsi que je l'ai dit déjà, le morcellement du thalle peut, ou bien être consécutif à un traumatisme ou à une dégénérescence partielle du protoplasme : il est alors suivi de phénomènes de cicatrisation; ou bien résulter de la croissance normale et saine de la plante : c'est alors qu'entrent en jeu les phénomènes de fractionnement ou de cloisonnement. Nous ferons d'abord un examen de la marche de la cicatrisation en général chez les Siphonales. Nous y recueillerons quelques indications qui nous permettront de mieux comprendre les phénomènes de fractionnement proprement dits que nous étudierons ensuite dans les différentes familles, en comparant entre eux les résultats obtenus.

CHAPITRE PREMIER

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES PHÉNOMÈNES DE CICATRISATION CHEZ LES SIPHONALES

La littérature scientifique nous offre d'abondantes observations à ce sujet. En dehors des données qui se trouvent disséminées dans un grand nombre d'ouvrages plus généraux, les procédés de cicatrisation ont été spécialement décrits : par Wakker et Janse (**1** et **2**) pour le genre *Caulerpa*, par Noll (**1**) et Klemm (**2**) pour les genres *Bryopsis* et *Derbesia*, par Küster (**1**. **2**. **3**.) pour l'ensemble des Codiacées et le genre *Bryopsis*, par Ernst (**2**) pour le genre *Udotea*, par Hanstein et Klebs (**1**) pour le genre *Vaucheria.*

De l'ensemble de ces travaux, et sous les modalités spécifiques, se dégage dès l'abord un principe dont la portée dépasse le groupe d'algues considéré et qui est à la base de tout phénomène de cicatrisation chez les Végétaux. Il peut se formuler ainsi : *toute masse protoplasmique nucléée, primitivement revêtue d'une membrane et qui vient à en être accidentellement privée, tend immédiatement à recouvrir ses parties saines d'une nouvelle membrane,* à condition, bien entendu, que le traumatisme survenu ne l'ait pas elle-même mortellement endommagée.

En ce qui concerne les Végétaux à structure continue, ce principe me paraît avoir été énoncé pour la première fois par Van Tieghem. Cet auteur, étudiant les phénomènes de cicatrisation et de « cloisonnement » chez les Mucorinées, y met en évidence « la faculté que possède le protoplasme vivant de se maintenir constamment fermé vis-à-vis du milieu extérieur et vis-à-vis des parties de son propres corps qui sont mortes déjà ou doivent mourir bientôt » (*loc. cit.*, p. 23). Il compare ensuite expressément ces phénomènes avec ceux qui se manifestent chez les Péronosporées et les Saprolégniées, et, s'appuyant sur les travaux alors récents de Hanstein, avec ceux qui se produisent chez *Vaucheria*. Il en tire cette conclusion : « *La résistance vitale du corps protoplasmique de la cellule, la faculté qu'il possède de cicatriser ses blessures et de compléter, en la rapiéçant, sa carapace de cellulose, toutes les fois que, pour une cause quelconque, elle se trouve ou va se trouver bientôt interrompue, se montrent donc à nous comme une propriété générale.* »

Les travaux de Klebs (**1**), Townsend, Haberlandt, Palla et Strasburger (**2**), devaient bientôt confirmer cette manière de voir de leur éminent devancier et montrer que cette propriété se retrouvait chez tous les Végétaux, cloisonnés ou non, à la condition toutefois (Townsend) que la masse protoplasmique isolée possédât encore un ou plusieurs noyaux.

Qu'il s'agisse donc de lésions d'origine externe ou de dégérescence interne du protoplasme, c'est à la reconstitution de la membrane primitive, en suivant l'expression imagée de Van Tieghem, à son « rapiéçage » qu'aboutira finalement le processus de la cicatrisation. Mais on conçoit aisément que, chez des Végétaux à structure siphonée, la rupture brusque de l'équilibre osmotique créée par le déchirement de l'enveloppe cellulaire, n'aille point sans causer de graves lésions à la portion du protoplasme qui se trouve être immédiatement voisine de la blessure. Aussi une partie du contenu protoplasmique est-elle toujours perdue pour la plante.

Quelquefois le protoplasme lésé est simplement expulsé, souvent par saccades (*Derbesia*, *Vaucheria*), après quoi, l'équilibre nécessaire se trouvant rétabli, réapparaissent d'abord la membrane albuminoïde, puis la membrane cicatricielle proprement dite.

Cette membrane peut, chez *Vaucheria* notamment, par suite de formations ultérieures (qui se présentent comme la conséquence d'une régression progressive du protoplasme s'entourant au fur et à mesure de nouvelles membranes), devenir assez épaisse et constituer une calotte hémisphérique résistante : « Cellulose-Kappe » des auteurs allemands. C'est là, cependant, un procédé de cicatrisation assez précaire.

Il n'est pas rare, si l'on vient à sectionner des filaments de *Vaucheria* sur la platine du microscope, de les voir se vider de leur contenu sur une longueur relativement grande. Il est vraisemblable que les effets de la blessure seraient encore plus graves pour la plante si la lésion survenait dans une eau tant soit peu agitée, ce qui est fréquemment le cas dans la nature.

Souvent entrent en jeu des phénomènes et des dispositifs dont l'effet est de limiter cette perte de substance et, après un sacrifice nécessaire, de permettre au protoplasme sain de régénérer sa membrane en de meilleures conditions.

Parfois, ainsi que le fait a été signalé chez *Caulerpa* et *Bryopsis*, intervient un véritable phénomène de coagulation qui maintient le protoplasme mort à l'orifice de la blessure et en forme une sorte de bouchon, en arrière et à l'abri duquel se forme la membrane cicatricielle.

Dans certains cas, cette édification est favorisée par la disposition même de l'appareil végétatif. C'est ainsi que chez *Codium Bursa* interviendrait, d'après Küster (**1**), la pression qui maintient les uns contre les autres les filaments de la zone corticale.

Quelquefois enfin, c'est la structure intime de la plante qui se trouve favoriser la marche de la cicatrisation : c'est ce qui a lieu, notamment, chez les Codiacées.

On sait que la lumière des filaments des algues de ce groupe est souvent étranglée, parfois même jusqu'à oblitération complète, par des épaississements de la membrane, qui peuvent se présenter soit sous la forme de bourrelets annulaires réguliers (*Codium*), soit seulement sous forme de protubérances irrégulières (*Udotea*). Nous aurons à revenir sur ces intéressantes formations ; bornons-nous à remarquer ici le rôle important qu'elles jouent dans les phénomènes de cicatrisation.

Ce rôle a été bien mis en lumière par Ernst (**2**) chez *Flabellaria petiolata* Trev. (*Udotea Desfontainii*). D'après cet auteur, si l'on vient à sectionner les filaments qui composent la fronde, la cicatrisation peut, après élimination du contenu directement lésé, s'opérer de deux manières. Dans un premier cas, le protoplasme voisin de la blessure est d'abord le siège de phénomènes qui modifient son aspect normal : il devient réticulé comme celui d'un gamétange de *Bryopsis* avant maturation ; puis on voit se former à sa partie la plus externe, redevenue convexe, la membrane de cicatrisation. Mais il faut remarquer que les modifications de structure dont nous venons de parler s'arrêtent *à l'étranglement immédiatement inférieur*. Il y a donc dans cette division de la plante en articles, non seulement un caractère anatomique mais un caractère physiologique, puisqu'un traumatisme survenant à l'un d'entre eux ne semble pas intéresser celui qui lui fait suite immédiatement.

Dans le second cas, si le protoplasme voisin de la blessure ne peut réagir comme précédemment, il dégénère et meurt, mais la dégénérescence s'arrête également à l'étranglement le plus proche et c'est à ce niveau que vient se former la membrane cicatricielle.

Ce n'est pas seulement chez *Udotea* que l'on peut observer de telles membranes ainsi appuyées aux épaississements annulaires. On en trouve fréquemment sur les thalles de Codiacées et sur les filaments de *Dichotomosiphon*. J'en donne deux exemples qui m'ont paru particulièrement nets, rencontrés l'un chez *Chlorodesmis comosa* Bail. et Harv., l'autre chez *Rhipocephalus oblungus* Kütz. (fig. 10). Dans le premier, la membrane séparait un protoplasme sain d'un protoplasme dégénéré; dans

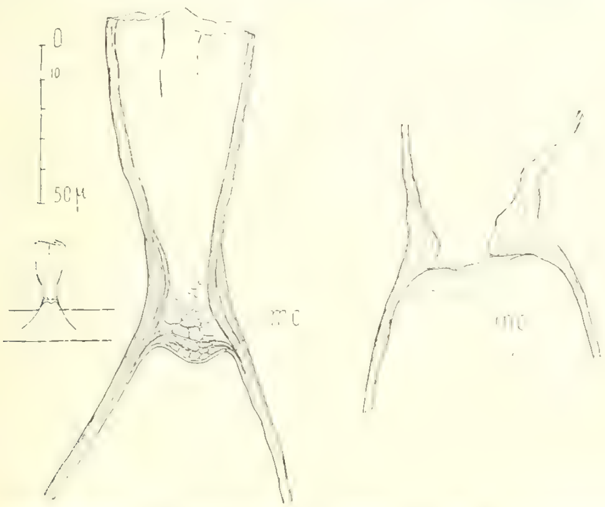


Fig. 10. — *Membranes de cicatrisation* : à gauche, chez *Rhipocephalus oblungus* ; à droite, chez *Chlorodesmis comosa*.

le second, le processus était encore plus net puisque, à l'extrémité du filament, la membrane déchiquetée ne laissait aucun doute sur le traumatisme intervenu.

On voit que les procédés de cicatrisation sont assez variables suivant le groupe que l'on envisage, mais qu'ils se ramènent tous, en dernière analyse, à la production d'une simple membrane de cicatrisation, naturellement précédée du rétablissement de la membrane albuminoïde.

Remarquons que la membrane primitive de la plante mère reste le plus souvent étrangère à ces formations cicatricielles et que, chez les Udotées même, elle ne nous paraît jouer qu'un rôle indirect. J'aurai l'occasion de montrer qu'en ce qui concerne *Codium* (1) (v. p. 225) et *Caulerpa* (v. p. 238) il n'en est pas toujours ainsi. Nous reviendrons, chemin faisant, sur ces exemples particuliers, mais il était utile de donner en premier lieu un aperçu général de ces phénomènes qui vont nous permettre d'interpréter plus facilement ce qui se passe dans les cas normaux de morcellement de la plante.

CHAPITRE II

PHÉNOMÈNES DE FRACTIONNEMENT OU DE CLOISONNEMENT DU THALLE

Il est très fréquent de voir chez ces algues, à quelque genre qu'elles appartiennent, des fractions plus ou moins importantes du protoplasme s'isoler de celui de la plante mère par des formations membraneuses. C'est, en premier lieu, ce qui se passe toutes les fois que des fragments protoplasmiques sont différenciés pour donner des éléments reproducteurs ou multiplicateurs (gamètes, zoospores, aplanospores). Mais il n'est pas rare, en outre, de voir apparaître de telles formations sur le trajet même du thalle, entre deux portions de protoplasme nullement différenciées et purement végétatives. Elles semblent alors apporter de graves exceptions à la règle de large continuité protoplasmique qui est la caractéristique des Siphonales. Les auteurs se sont maintes fois demandé s'il n'y avait pas là un passage vers les algues plurinucléées cloisonnées (Siphonocladiales). Sans espérer, comme je l'ai dit plus haut, solutionner cette grave question, je me propose de montrer que les formations obturatrices signalées jusqu'ici chez les Siphonales, présentent de grosses différences anatomiques avec le cloisonnement décrit jusqu'ici chez les Siphonocladiales; et, qu'au point de vue physiologique, si l'on peut trouver chez *Codium* et peut-être chez *Pseudo-bryopsis* une transition vers le type de structure des Siphonocladiales, elles aboutissent dans les autres genres à un véritable *fractionnement* de la plante, très différent de la différenciation des Siphonocladiales en cœnocytes. Nous remarquerons, en outre, que ces phénomènes présentent une certaine analogie chez les algues à membrane calloso-pectique où ils se rencontrent, et obéissent au contraire à des règles différentes chez les Vauchériacées à membrane celluloso-pectique.

---

(1) Il est à remarquer que Küster (*loc. cit.*, p. 186) a signalé, chez cette algue précisément, l'absence de membranes de cicatrisation. Nous verrons plus loin à quoi tient cette exception, qui n'est qu'apparente à mon sens (Voir la note page 225).

Enfin nous verrons qu'il n'y a pas de différences essentielles, dans une même espèce, sauf chez *Pseudo-bryopsis*, entre les formations membraneuses isolant des éléments reproducteurs ou de simples fractions végétatives du thalle; nous nous rendrons même compte qu'il n'y a pas en général, entre ces deux actes, tout l'écart qui semble exister au premier abord. C'est pourquoi nous en ferons l'étude concurremment, examinant en détail tantôt les unes, tantôt les autres, selon qu'elles se présenteront le mieux à l'observation.

§ 1. — **Bryopsidacées.**

1° OCCLUSION DES GAMÉTANGES ET FRACTIONNEMENT DU THALLE CHEZ BRYOPSIS.

Données existantes. — Bien que la présence d'une « membrane », isolant les gamétanges de *Bryopsis* de l'axe ou du rameau principal qui les supporte, ait été signalée dès 1842 par J. AGARDH, la littérature ne nous fournit pendant longtemps que de rares indications à ce sujet.

En vérité Nægeli (1) publia bien, en 1847, une figure représentant une de ces formations, mais il ne l'accompagna que de peu d'explications, ne voyant là qu'un phénomène cicatriciel qui se bornerait à réparer la brèche faite dans la membrane du filament principal par la chute des rameaux.

Thuret (2), Derbès et Solier sont muets à cet égard et c'est seulement en 1871 que Pringsheim (2) étudia de près, pour la première fois, ce genre de cloisonnement particulier. A ses observations s'ajoutèrent, en 1880, celles de Strasburger (1) ; quelques lignes d'un mémoire de Noll (1) complètent l'ensemble de nos connaissances actuelles sur la question, que les auteurs récents, Berthold (2), Oltmanns (2), Freund, Famintzin, ont surtout envisagée au point de vue purement histologique ou physiologique, se bornant à reproduire sur le point spécial qui nous occupe les opinions des observateurs antérieurs.

D'après Pringsheim (*l. c.*, p. 244) l'occlusion pourrait être réalisée suivant deux modes différents. Tous deux auraient pour point de départ l'épaississement de la membrane affectant la forme d'un bourrelet plus ou moins irrégulier, que l'on remarque, à partir d'un certain moment de leur végétation, au point d'insertion de tous les rameaux sur le filament axial qui leur a donné naissance.

Dans le premier cas, le bourrelet se gonflerait suffisamment pour isoler entièrement le protoplasme du rameau transformé en gamétange de celui du filament axial ; dans le second, la gélification n'oblitérerait pas entièrement la lumière du canal de communication : il se formerait alors, aux dépens du contenu cellulaire, un véritable bouchon qui serait enchâssé dans l'étranglement ainsi formé et assurerait l'interruption de toute communication protoplasmique entre les deux parties de la plante.

Enfin, dans les deux cas, le plus généralement tout au moins, l'isolement du gamétange serait complété par l'apparition de membranes d'ordre secondaire qui viendraient revêtir, quelquefois des deux côtés, quelquefois d'un seul, les précédentes formations.

Strasburger ne décrit pas de tels bouchons protoplasmiques (ou du moins d'origine plasmique) : pour lui l'occlusion pourrait être réalisée soit par le seul accroissement, par apposition, du bourrelet basilaire; soit, quand cet accroissement est moins marqué, par la formation d'une membrane de séparation s'appuyant au bourrelet par sa périphérie. Plus tard se produiraient, ainsi que l'avait signalé Pringsheim, des épaississements secondaires, dus à ce que les protoplasmes ainsi séparés se revêtiraient de *membranes propres*. Noll se borne à constater (*l. c.*, p. 145) que les rameaux sont séparés du filament axial par des « masses obturatrices calleuses ou membraneuses », sans insister sur leur formation. Il partage l'opinion de Strasburger relativement aux membranes latérales qui revêtent ultérieurement ces masses obturatrices.

Il faut enfin signaler que l'occlusion peut, dans certains cas, n'être pas réalisée du tout. Le fait semble s'être présenté pour l'échantillon de *Bryopsis muscosa* figuré dans le mémoire de Derbès et Solier (Pl. 10, fig. 20); il est expressément signalé par Pringsheim et Strasburger (*l. c.*, p. 65). Nous verrons tout à l'heure comment on peut expliquer cette anomalie.

En résumé, en ce qui concerne l'isolement des gamétanges, deux théories sont en présence, faisant intervenir, l'une la gélification du bourrelet (Pringsheim), l'autre sa simple croissance par apposition (Strasburger). Dans les deux cas le phénomène peut ne pas aller jusqu'à l'occlusion totale : il alors complété, dans le premier cas, par la coagulation d'un bouchon d'origine plasmique; dans le second, par la formation d'une membrane de séparation. Le tout peut être renforcé par des membranes uni ou bilatérales, survenant ultérieurement. Il était intéressant de revenir sur ces observations et de voir si l'emploi de colorants appropriés n'apporterait pas quelques données nouvelles sur la façon dont naissent et évoluent ces formations.

Marche du phénomène dans les échantillons observés.

Je me suis servi, dans mes recherches, d'échantillons de *Bryopsis plumosa* (Huds.) Ag., recueillis en abondance, au mois d'avril 1912, à la Hougue (Manche). C'est l'espèce même qui (quelquefois concurremment avec d'autres) avait servi d'objet d'études aux précédents observateurs. Les exemplaires avaient été rapportés et conservés dans l'alcool à 70° environ, ce qui ne pouvait causer que d'insignifiantes modifications dans la structure des membranes.

Les formations à étudier étant facilement solubilisées par les divers agents chimiques, ainsi que l'a déjà fait remarquer Strasburger, il est plus prudent de s'abstenir de nettoyer les échantillons de quelque façon que ce soit. Il faut donc s'astreindre à les observer tels qu'ils sortent de l'eau ou des liquides fixateurs, si l'on ne veut pas risquer d'amener des déformations trompeuses dans les dispositifs que l'on se propose d'examiner.

Au point de vue du montage des préparations, il faut se défier de la glycérine, qui peut déterminer de forts gonflements dans les membranes où la callose est abondante. Pratiquement cependant, pour conserver quelque temps les préparations, ou parer aux ennuis qui résultent de l'observation à l'eau seule, on peut l'employer, mais à condition de la diluer de moitié.

Ces conditions particulières rendent certainement les recherches plus longues et plus délicates : il faut, bien souvent, rejeter les préparations, parce que le contenu cellulaire empêche toute observation. Cependant, si l'on dispose d'un matériel assez abondant, on peut rétablir sans trop de difficultés des séries complètes de l'évolution du processus qui nous occupe. Ce n'est qu'une fois ce premier examen fait à l'état naturel, que l'on pourra faire agir les divers réactifs et colorants sur les membranes, pour se rendre mieux compte de leur nature et de leurs dispositions respectives.

A première vue, le phénomène se présente comme étant d'allures assez irrégulières et l'occlusion semble pouvoir se produire, ainsi que l'avaient parfaitement vu les précédents observateurs, suivant des modalités sensiblement différentes. Cette variabilité du phénomène est même telle que mes observations ne seraient valables que pour les échantillons que j'avais sous les yeux, si je n'espérais montrer qu'elles permettent d'interpréter les différentes données publiées jusqu'à présent à ce sujet.

1° Dans un premier cas, l'occlusion du gamétange débute, ainsi que l'avait vu Pringsheim, par la gélification du bourrelet basilaire, qui se manifeste d'abord dans les couches internes du bourrelet. On peut la mettre en évidence en faisant arriver sous la lamelle une goutte de bleu soluble légèrement acide. On voit alors se dessiner nettement un anneau bleu ciel

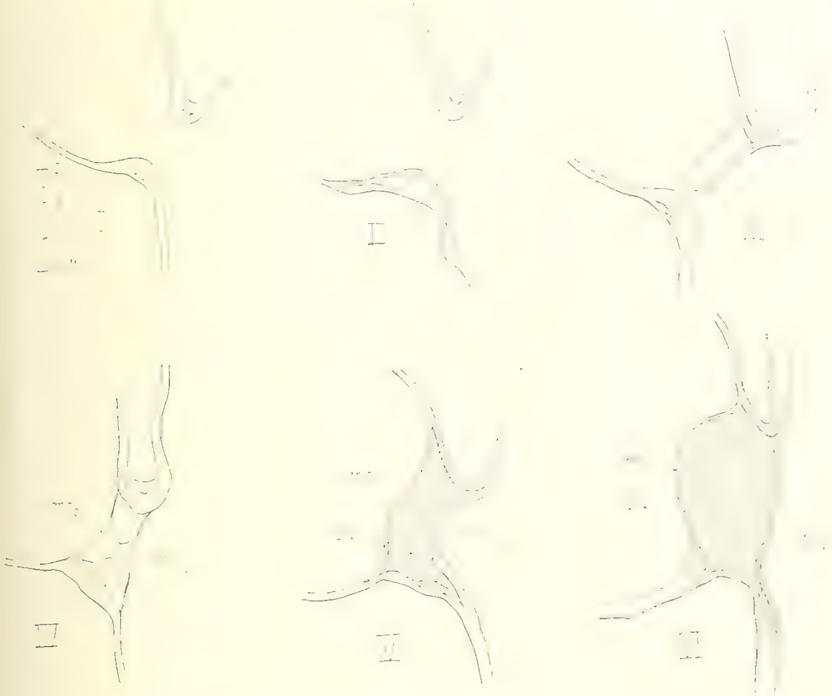


Fig. 11. — *Bryopsis plumosa.* — Différentes phases de l'occlusion des gamétanges ms_1, ms_2, membranes secondaires ; M, magma obturateur.

(fig. 11. I) qui montre que la callose a été mise en liberté et solubilisée dans cette région de la membrane. Cet anneau se colore aussi plus vivement que le reste de la membrane par le rouge de Ruthénium : les deux principaux constituants de la membrane prennent donc part, en même temps, au phénomène.

Peu à peu, la gélification progresse, gagnant les couches voisines et refoulant les couches les plus internes de la membrane d'une façon qui peut être assez irrégulière (fig. 11. II. III). On pourrait se demander, vu la netteté de contours que conservent les lamelles non modifiées, s'il n'y aurait pas là un simple décollement de la membrane ; mais l'intervention d'une gélification nous est rendue sensible, en premier lieu, par les colorations que l'on obtient dans les zones internes du bourelet et qui y décèlent la présence d'un contenu fluide, quelquefois granuleux, et ensuite par les phases ultérieures du phénomène qui aboutissent fréquemment à la disparition complète du bourrelet (Fig. 11. V. VI).

Jusqu'ici, le contenu du filament axial et celui du rameau étaient restés en communication par un canal devenu de plus en plus étroit : bientôt ils sont complètement séparés. Cette dernière phase de l'occlusion doit être d'assez courte durée, car on ne la rencontre que rarement par rapport aux précédentes ou aux suivantes. Il se peut que l'isolement des deux masses protoplasmiques soit effectué d'une façon purement mécanique par l'étranglement complet ou partiel causé par la gélification du bourrelet; il se pourrait aussi qu'il fût précédé de phénomènes analogues à ceux qui accompagnent chez *Vaucheria* la formation des zoosporanges ou des organes sexués. Je ne puis, on le comprendra, formuler à ce sujet que des hypothèses, n'ayant point suivi cette évolution sur du matériel vivant.

Sitôt la séparation accomplie, se révèlent à nous de nouvelles formations. Ce sont les membranes latérales (fig. 11. IV et suivantes) signalées par tous les observateurs et dont Strasburger nous a, le premier, fait connaître l'origine.

Membranes latérales ou secondaires. — Il est préférable, pour la meilleure compréhension des faits qu'il me reste à exposer, d'ouvrir ici une brève parenthèse au sujet de la signification de ces membranes. En réalité, nous pouvions prévoir leur apparition, car elle n'est, à mon sens, qu'une application particulière du principe général de la cicatrisation que j'ai, à ce dessein, rappelé plus haut.

Les deux fractions protoplasmiques isolées sont désormais étrangères l'une à l'autre. Chacune d'elles va poursuivre de son côté, et indépendamment de l'autre, le cours de son évolution physiologique : l'une continuant à vivre d'une façon purement végétative, l'autre soumise à un ensemble de phénomènes qui aboutiront à la formation des gamètes. Dès lors, il n'est pas étonnant de les voir, chacune en particulier, réparer la solution de continuité créée dans leur enveloppe membraneuse par la gélification du bourrelet, et s'entourer d'une membrane propre. Il s'agit là d'un véritable phénomène de *cicatrisation* survenant entre deux *individus* physiquement contigus, mais physiologiquement indépendants.

Cette manière de voir se trouve encore justifiée lorsque, par suite de circonstances mal déterminées mais qui se produisent fréquemment, l'évolution du rameau en gamétange ne se poursuit pas. En ce cas, signalé déjà par Noll (*l. c.*, p. 145) et aussi par Wright, le rameau séparé s'accroît de son côté, forme à sa base des rhizoïdes (fig. 12) et puis, au bout d'un certain temps, la membrane, devenue moins résistante au point d'insertion par suite des phénomènes de gélification précédemment survenus et n'étant plus entretenue à ce niveau par la présence d'un protoplasme vivant, se rompt. Le rameau se détache, se fixe où il peut par ses rhizoïdes et nous apparaît désormais comme un nouvel individu ; mais, bien que fixé à la plante mère, il avait depuis longtemps ce caractère.

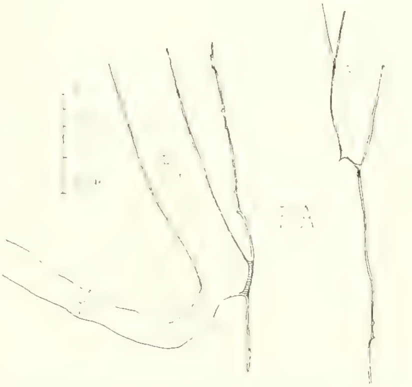


Fig. 12. — *Bryopsis plumosa*. — Gamétange avorté, R_1, développant à sa base un filament rhizoïde *rh*.

Enfin, s'il est légitime d'attribuer l'apparition des membranes latérales à une différenciation physiologique des deux masses protoplasmiques de l'axe et du rameau, que devons-nous prévoir dans le cas, possible ainsi que nous l'avons dit plus haut, où ces membranes ne se produisent pas ? Une même évolution ultérieure des deux protoplasmes. Or, c'est ce qui arrive précisément. Pringsheim et Strasburger, qui ont quelquefois observé la non-occlusion du gamétange, n'oublient pas de mentionner qu'alors *la transformation du protoplasme en gamètes s'étend au rameau porteur du gamétange lui-même*. L'examen de la figure de Derbès et Solier, déjà citée, montre qu'il en était de même pour l'échantillon que ces auteurs avaient sous les yeux, bien que leur texte n'y fasse point allusion.

Cette anomalie se présente donc à nous comme une sorte de désordre, d'accélération physiologique, qui ne laisse pas aux phénomènes de fractionnement le temps de se produire et entraîne tout le protoplasme contigu dans le même cycle d'évolution. Mais, loin d'être une exception au principe que nous exprimions plus haut, ce phénomène de non-fractionnement lui apporte une nouvelle confirmation, en quelque sorte par la réciproque.

La formation de telles membranes de cicatrisation est absolument générale, comme nous le verrons, chez les Siphonales, dans tous les cas où il y a véritablement *fractionnement* du thalle, c'est-à-dire formation d'individus nouveaux aux dépens du protoplasme initial. Je les désignerai désormais sous le nom de *membranes secondaires*, pour les distinguer à la fois, et de la membrane primitive de la plante mère, et des membranes de cicatrisation proprement dites, survenant à la suite d'un traumatisme ou d'une dégénérescence partielle.

Reprenons maintenant le phénomène au point où nous l'avions laissé. Les deux membranes secondaires s'accroissent rapidement en épaisseur. Pendant ce temps, la gélification du bourrelet peut se poursuivre encore, si bien qu'aux approches de la maturité du gamétange, au moment où son protoplasme prend la structure réticulée et caractéristique que l'on connaît, on trouve le plus souvent réalisé l'aspect représenté en V et VI fig. 11, montrant un magma jaunâtre, sans structure reconnaissable, compris entre deux membranes ms_1, et ms_2. On remarquera, dans ces figures, la disparition complète du bourrelet.

La masse occlusive, « Verschluszmasse » de Noll, comprimée entre les deux membranes secondaires, semble se solidifier en partie. Elle se présente finalement sous la forme d'une lentille irrégulièrement biconcave ou biconvexe ; ou encore d'une calotte, selon les pressions qu'exerçait sur elle la turgescence des deux fractions protoplasmiques isolées (fig. 13). Il suffit, pour mettre en évidence la triple formation de cet ensemble, de faire séjourner les échantillons dans l'hypochlorite pendant 3 minutes seulement. Il s'ensuit une liquéfaction superficielle du magma obturateur, qui écarte l'une de l'autre les membranes secondaires.

Ce magma provient, selon toute vraisemblance, de la gélification des substances constitutives du bourrelet. Car on peut y déceler, comme dans la membrane même, la callose et les composés pectiques. Il n'y a pas lieu d'envisager l'hypothèse d'une sorte de sécrétion externe des membranes secondaires qui s'accompagnerait nécessairement d'un aspect lamelleux qui n'existe pas ici.

Telle nous apparaît fréquemment la marche du phénomène ; mais il n'est pas rare de voir les choses se passer différemment.

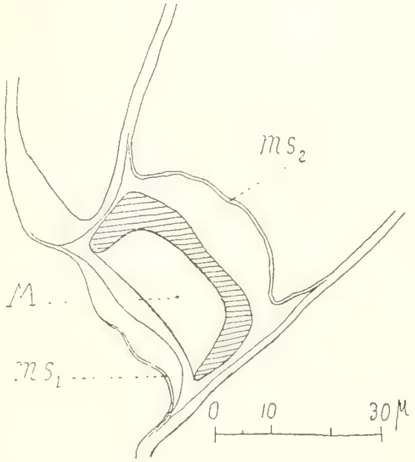


Fig. 13. — *Bryopsis plumosa.* — Échantillon traité par l'hypochlorite : ms_1, ms_2, membranes secondaires ; M, magma obturateur.

2° Il est possible que la gélification du bourrelet ne se produise qu'en partie (fig. 14). Ce sont de tels échantillons qui avaient convaincu **Strasburger** de ce que l'occlusion s'opérait par le simple accroissement du bourrelet dont les lamelles constituantes apparaissent seulement un peu plus nettes et plus espacées.

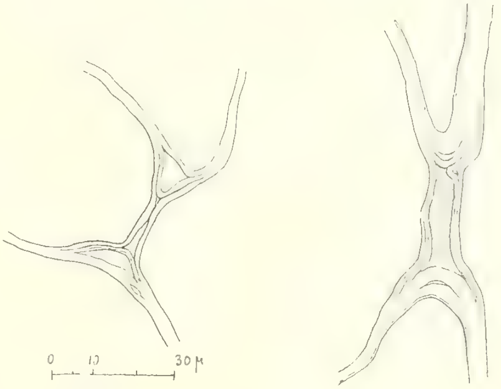


Fig. 14. — *Bryopsis plumosa.* — Occlusion du gamétange avec gélification partielle du bourrelet.

3° Il se peut que la gélification n'ait pas lieu du tout. Il faut donc admettre dans ce cas, peu fréquent d'ailleurs, que les masses protoplasmiques se séparent d'elles-mêmes. L'occlusion n'est plus assurée que par les seules membranes secondaires. La formation réalisée peut être tellement ténue qu'il est impossible, au premier abord, surtout en présence du contenu protoplasmique, de se rendre compte de sa constitution vraie (fig. 15, A). Un passage rapide dans l'eau de Javel permet néanmoins de mettre en évidence les membranes secondaires (fig. 15, B). La figure 15 A concorde dans une certaine mesure avec celles de Strasburger (*l. c.*, f. 57 et 59) mais nous pouvons ici nous rendre compte de la double formation de la membrane séparatrice.

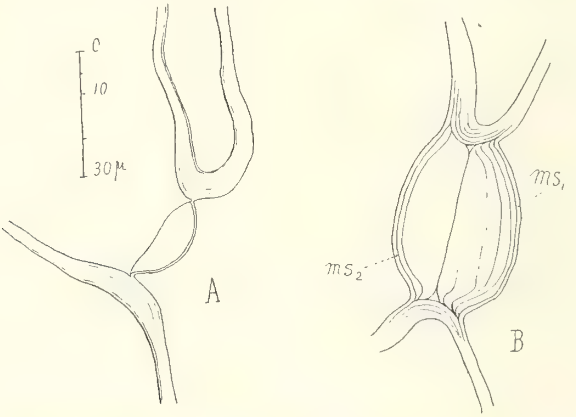


Fig. 15. — *Bryopsis plumosa.* — A, occlusion d'un gamétange sans gélification du bourrelet basilaire; en B, l'échantillon, traité par l'hypochlorite, laisse voir la double constitution de la membrane séparatrice.

4° En ce qui concerne les membranes secondaires, il semble bien résulter, tant de mes propres observations que de l'examen des figures des différents auteurs, qu'elles se produisent toutes deux dans la grande généralité des cas. Cependant il peut aussi se rencontrer des échantillons anormaux à ce point de vue. La figure 16 en donne un exemple.

Dans l'échantillon considéré, le filament axial avait été, pour une raison quelconque, frappé d'un commencement de dégénérescence, qui progressait de la base vers le sommet ainsi que l'on pouvait s'en rendre compte par l'examen microscopique du contenu. Il ne s'était produit dans l'axe lui-même aucune formation cicatricielle, mais cet état de choses avait eu une influence manifeste sur l'occlusion des rameaux. Les plus inférieurs, les plus voisins par conséquent du protoplasme malade, s'en étaient isolés par de fortes membranes *unilatérales*, nettement cicatricielles et si épaisses que, n'eût été leur structure lamelleuse, elles eussent simulé de véritables bouchons (fig. 16, B). L'examen des rameaux supérieurs, qui étaient au contact d'un protoplasme encore vivant, révélait à leur base une double membrane (fig. 16, A) plus épaisse, à la vérité, du côté du gamétange, mais montrant bien que, dans le premier cas, nous n'avions affaire qu'à une anomalie due à la disparition du protoplasme axial.

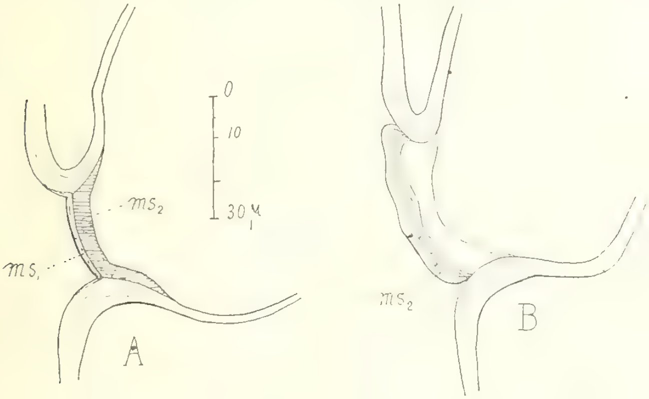


Fig. 16. — *Bryopsis plumosa*. — Occlusion anormale des gamétanges : en A, au sommet, en B, à la base d'un rameau dégénéré.

Je n'ai pas observé la production d'une membrane secondaire unique du côté de l'axe ; un tel phénomène ne serait pourtant pas impossible. Nous avons vu, en effet, que dans certains cas la transformation du protoplasme en gamètes survenait si rapidement que l'occlusion ne se produisait pas et que le phénomène gagnait le protoplasme du rameau porteur lui-même. Supposons que cette transformation ait lieu, du côté du gamétange, aussitôt effectuée la séparation des masses protoplasmiques; que se produira-t-il ? Le protoplasme axial se revêtira d'une membrane secondaire, mais celui du gamétange, ayant cessé de former une unité physiologique pour se fractionner en plusieurs individus, désormais indépendants, ne donnera lieu à aucune formation de cette espèce, et nous aurons alors une membrane unilatérale du côté du filament axial.

Conclusions. — On voit que tous ces cas, au premier abord très dissemblables, se rattachent facilement les uns aux autres et permettent d'expliquer les différentes interprétations qui en ont été données.

On remarquera cependant que je n'ai pas rencontré de « bouchons » d'origine protoplasmique tels qu'en a décrits Pringsheim. On serait tenté de leur trouver quelque analogie avec les masses obturatrices décrites plus haut, mais qui étaient d'origine purement membraneuse. Peut-être n'y a-t-il pas lieu de le faire. L'existence de telles formations ne serait pas surprenante, étant donné ce que nous savons de la marche des phénomènes de cicatrisation chez *Bryopsis*. Nous avons vu, en effet, que le protoplasme peut se coaguler à l'orifice d'une blessure, de façon à former un revêtement à l'abri duquel s'édifie la membrane de cicatrisation. Si le même processus se manifestait quelquefois dans l'occlusion des gamétanges, il ne ferait que rendre plus saillantes les analogies que je signalais entre les phénomènes de fractionnement du contenu cellulaire et les phénomènes de cicatrisation proprement dits.

Quoi qu'il en soit, on a pu juger de la complexité et de la grande variabilité de tous ces procédés. Si l'on songe aux cas intermédiaires possibles, aux cas accidentels résultant de traumatismes ou de dégénérescences, si l'on tient compte des difficultés d'observation, résultant tant de la fragilité de ces formations que de l'obliquité de l'insertion des rameaux sur l'axe, on s'explique aisément les divergences d'opinions qui ont pu se produire à ce sujet.

Nous pouvons retenir de cette étude quelques données intéressantes au point de vue auquel nous nous sommes placés :

a) L'occlusion des gamétanges de *Bryopsis* est souvent accompagnée, sinon provoquée, par la gélification du bourrelet basilaire, mais ce n'est pas une règle absolue et, dans certains cas, cette gélification ne se produit pas.

b) L'occlusion est toujours complétée par la formation de *membranes secondaires*, revêtant de chaque côté du bourrelet, gélifié ou non, les deux masses protoplasmiques isolées, à condition que chacune d'elles conserve, pendant quelque temps encore, son unité physiologique.

c) Enfin, qu'il s'agisse de la formation de gamètes ou d'une simple multiplication végétative du thalle, ces phénomènes aboutissent à l'isolement d'individus *physiologiquement étrangers les uns aux autres, bien qu'ils puissent continuer à vivre juxtaposés pendant un certain temps*; les formations membraneuses qui les accompagnent se rapprochent beaucoup plutôt, par ce caractère, d'une production purement *cicatricielle* que d'un *cloisonnement* véritable, par lequel les deux fractions protoplasmiques séparées ne cessent pas de faire partie d'un même individu.

2° PSEUDBRYOPSIS MYURA. (J. AG.) BERTH.

Je n'ai pu suivre d'une façon détaillée la formation des gamétanges chez *Pseudobryopsis*, n'en ayant rencontré que rarement sur les échantillons observés. Il semble toutefois que l'on peut conclure, de la présence à leur base d'une *double membrane* très nette et des observations de BERTHOLD (2) à ce sujet, que les phénomènes qui leur donnent naissance ne sont pas très éloignés de ceux que nous venons d'étudier.

Mais il n'en est pas de même des cas de fractionnement du thalle que l'on peut y relever. On sait que l'on donne en général pour l'une des caractéristiques de ce genre, le fait que tous les rameaux s'isolent au bout d'un certain temps du filament axial par des formations membraneuses, tout en demeurant purement végétatifs. Nous venons de voir que chez *Bryopsis* le même phénomène pouvait se produire, mais d'une façon toute temporaire, et que les rameaux ainsi isolés étaient finalement arrachés de l'axe principal. Il semble que chez *Pseudobryopsis* il n'en soit pas ainsi et que cette disposition de l'appareil végétatif, rappelant celle d'une Siphonocladiale, puisse se maintenir au moins un certain temps. L'examen microscopique de la membrane montre qu'il s'agit là d'un fait qui diffère également, au point de vue anatomique, de ce qui se passait chez *Bryopsis*. En effet, l'occlusion des rameaux nous apparaît ici comme résultant normalement de *l'épaississement continu de la membrane au niveau du bourrelet basilaire*. Le contenu de l'axe et celui du rameau restent en continuité protoplasmique, pendant un temps relativement long, par un canalicule qui devient de plus en plus fin ; puis les couches d'accroissement du bourrelet arrivent au contact d'un bord à l'autre, sans qu'il y ait la moindre trace de gonflement ou de gélification. Une fois la séparation effectuée, les deux protoplasmes continuent, chacun pour sa part, à revêtir la membrane primitive de nouvelles formations (la_1, la_2, fig. 17) qui sont donc les équivalentes des membranes secondaires de *Bryopsis*.

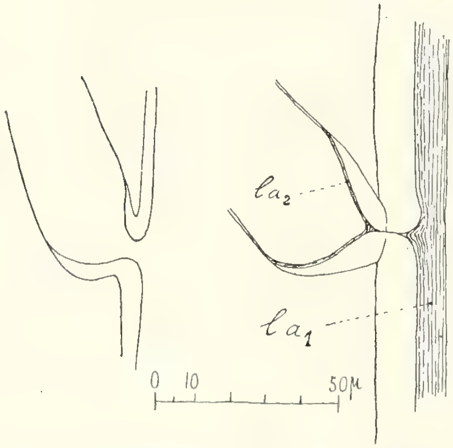


Fig. 17. — *Pseudobryopsis myura.* — Isolement des rameaux par accroissement continu du bourrelet basilaire : la_1, la_2, lamelles d'accroissement postérieures à l'occlusion.

Les observations me manquent pour savoir ce qu'il advient finalement de ces rameaux ainsi isolés. S'ils ne sont pas arrachés de la plante mère au bout d'un certain temps, comme chez *Bryopsis*, il faudrait voir, dans le processus qui leur donne naissance, une transition entre le *cloisonnement* vrai et le *fractionnement* que nous avons étudié chez *Bryopsis* et que nous retrouverons chez d'autres Siphonales ; et dans le genre *Pseudobryopsis* un intéressant passage, morphologiquement parlant tout au moins, vers le type de structure des Siphonocladiales.

§ 2. — Derbésiacées.

On sait que les zoosporanges de *Derbesia* sont limités à la base par deux fines membranes parallèles, qui semblent former entre elles une courte cellule intercalaire et qu'il n'est pas rare, chez certaines espèces, de trouver des formations analogues sur des rameaux stériles.

Farlow, observant *Derbesia tenuissima* (De Not.) Crouan, attire l'attention sur cette particularité anatomique. Pour lui, il y a bien là formation d'une véritable *cellule* basilaire, et il signale ce fait intéressant que la membrane de cette cellule serait susceptible de s'accroître ultérieurement, avec rupture en anneau de la cuticule, suivant un procédé analogue à celui qui est classique chez *Œdogonium*. L'auteur ne manque pas de souligner l'importance de ce rapprochement, en comparant entre elles les zoospores de l'une et l'autre plante, qui portent également leurs cils disposés en couronne à l'une de leurs extrémités.

La question a été de nouveau envisagée par KJELLMANN chez le *Derbesia marina* (Lyngb.) Kjellmann, espèce certainement assez voisine de la première. Il y décrit aussi des *cellules* intercalaires et donne des figures, un peu petites toutefois, montrant leur développement genre *Œdogonium*.

Si l'on songe aux analogies qui existent dans la morphologie externe des *Derbesia* et des *Bryopsis* et qui sont telles que certaines espèces ont été souvent ballottées d'un genre à l'autre; à celles que révèle l'étude de leur contenu protoplasmique (chromatophores, globules de matières azotées, etc.) et enfin à l'identité de composition chimique de la membrane que nous avons précédemment constatée; tous caractères, qui semblent ranger le genre *Derbesia* parmi les Siphonales dans le voisinage de *Bryopsis* (1), l'existence d'un cloisonnement aussi aberrant d'allures dans le groupe considéré, ne peut manquer de paraître surprenant.

1° *Phénomènes de fractionnement du thalle chez Derbesia tenuissima.* — Aussi ai-je été particulièrement heureux de pouvoir étudier un grand nombre de ces formations sur les filaments d'un échantillon de *Derbesia tenuissima* (De Not.) Crouan récolté à Marseille et provenant de l'herbier du Muséum.

Traitées pendant quelques jours par le mélange eau-alcool-glycérine, les membranes ont recouvré un aspect suffisamment normal pour pouvoir se prêter à une bonne observation.

Mes conclusions diffèrent sensiblement, relativement à l'exemplaire considéré tout au moins, de celles des précédents observateurs. Il suffit de jeter les yeux sur la série des dessins I à IV (fig. 18) pour se convaincre de ce que nous avons affaire là à un mode de *fractionnement* rappelant beaucoup celui que nous avons précédemment rencontré chez *Bryopsis*.

---

(1) Cette parenté semble être si fortement établie que BLACKMANN et TANSLEY, qui, dans leur classification, rejettent le genre *Vaucheria* des Siphonales avec *Botrydium*, y laissent cependant *Derbesia*, malgré ses zoospores aberrantes.

Il y a cependant entre eux deux quelques différences. On constate en effet, à la base de certains rameaux (mais non de tous, comme chez *Bryopsis*), la présence d'un double épaississement de la membrane — plus allongé que chez *Bryopsis* (I, fig. 18). — Sur d'autres rameaux ces épaississements se sont renflés jusqu'à en oblitérer à demi la lumière (II, fig. 18). Puis apparaissent, comme chez *Bryopsis*, de fines membranes *secondaires*, d'abord très ténues, que nous pouvons voir se renforcer peu à peu (IV, V, VI, fig. 18), tandis que disparaît complétement le bourrelet. On aboutit finalement à l'isolement des deux masses protoplasmiques par deux membranes relativement écartées et qui peuvent se trouver repliées sur elles-mêmes d'une façon qui rappelle les cloisons de certaines Conjuguées (fig. 19).

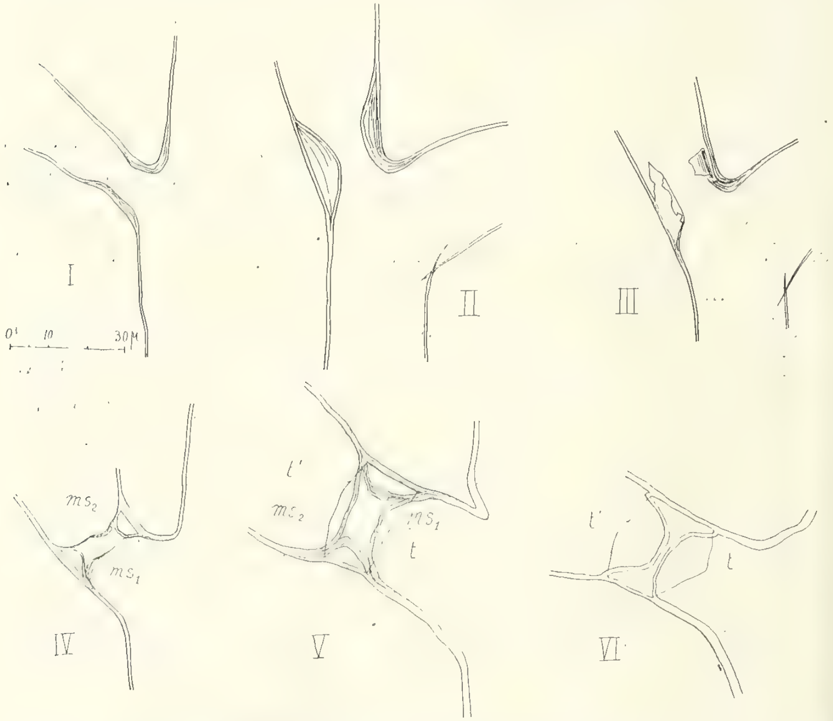


Fig. 18. — *Derbesia tenuissima*. — Fractionnement du thalle par formation et gélification d'un bourrelet basilaire : ms_1, ms_2, membranes secondaires ; *t*, *t'*, traces sous-cuticulaires du tore de gélification ; III, même échantillon que II, après écrasement de la préparation.

Je n'ai point vu, dans cette sorte de tore délimité par les couches les plus externes du bourrelet (fig. 18, IV et V), d'amas de substances gélifiées comme il s'en trouvait chez *Bryopsis*. Cet espace paraissait vide, si bien que l'on eût pu croire, au premier abord, à un simple décollement des lamelles de la membrane. Mais ce n'est là probablement qu'une apparence, due à la longue conservation en herbier de l'échantillon examiné, qui a pu dessécher et rendre inobservables les substances, d'abord fluides, qui remplissaient cette cavité. L'intervention d'une gélification me paraît suffisamment prouvée par la disparition ultérieurement complète des lamelles du bourrelet.

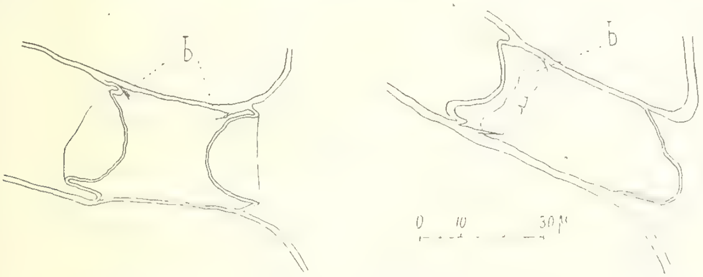


Fig. 19. — *Derbesia tenuissima*. — Fractionnement du thalle ; *b*, insertions du bourrelet gélifié.

Dans tous les cas examinés, l'intégrité des couches les plus externes de la membrane avait toujours été respectée. Je n'ai jamais pu, quelque soin que j'aie apporté à l'observation, mettre en évidence la moindre solution de continuité dans la couche cuticulaire à ce niveau. Mais on peut aisément croire, à première vue, surtout si l'on opère avec de faibles grossissements, que l'on se trouve en présence de tels phénomènes. On aperçoit dans la zone cuticulaire (fig. 18, V et VI) deux lignes grossièrement parallèles mais plus ou moins irrégulièrement découpées, qui simulent nettement les traces que laisserait une pareille rupture après écartement des points qui étaient d'abord en contact. Une étude plus approfondie m'a toujours montré qu'il fallait voir là les traces *internes* du tore de gélification, qui peuvent, dans certains cas, se rapprocher tellement des couches superficielles que l'on serait tenté, tout d'abord, de les voir *sur* la couche cuticulaire elle-même, et non au-dessous d'elle, comme elles le sont en réalité.

La rupture de cette couche cuticulaire, décrite par Farlow et Kjellmann, ne s'est donc pas trouvée réalisée dans l'exemplaire considéré, mais cette observation isolée ne permet pas d'affirmer qu'elle ne se produit jamais. Je ferai seulement remarquer que si son existence devait être tenue pour certaine, elle pourrait facilement se concilier avec le processus que nous avons étudié et en établirait une intéressante transition vers celui que Hofmeister, Dippel, Strasburger, etc., nous ont fait connaître chez *Œdogonium*. Supposons en effet (v. fig. 18, V) que la gélification du bourrelet basilaire intéresse seulement les couches moyennes et respecte les plus internes d'une part et la couche cuticulaire de l'autre. Cette mince pellicule, rattachant seule le rameau au filament primitif, ne tardera pas à se rompre et les lamelles internes pourront alors s'étendre et se développer ainsi que cela a lieu chez *Œdogonium* (sans qu'il y ait toutefois, chez cette dernière algue, formation d'un bourrelet aussi volumineux).

Les choses auront d'autant plus de tendance à se passer ainsi que les lamelles internes seront mieux entretenues et rendues plus résistantes par la présence, à leur niveau, d'un protoplasme vivant.

On voit que la question se rattache par là, à celle, plus troublante, qui est de savoir si l'espace compris entre les deux membranes secondaires constitue véritablement une *cellule* dans le sens que l'on donne couramment à ce mot, chez *Cladophora* par exemple.

A ce point de vue encore, mon sentiment diffère de celui de Farlow et de Kjellmann. Le processus que nous venons de suivre laisse peu de place et de raison d'être, entre les deux membranes secondaires, à un fragment protoplasme vivant; mais on pourrait m'objecter que, n'ayant observé que du matériel d'herbier, je n'ai pu me rendre compte de ce processus que par une sorte d'interpolation dans laquelle la présence de ce protoplasme a été négligée. Ceci d'autant plus, qu'il n'est pas rare de trouver entre lesdites membranes des débris d'origine nettement protoplasmique (grains d'amidon, granules de matières azotées). Mais je crois qu'il ne s'agit là que d'un protoplasme mort, qui s'est trouvé comme étranglé entre les deux bourrelets, ou peut-être d'une sorte de coagulation cicatricielle, comme il peut s'en produire aussi chez cette algue. Cette manière de voir est basée sur deux considérations :

a) La première découle du principe de cicatrisation rappelé plus haut. Si nous avions affaire à un contenu protoplasmique vivant, il devrait, aussitôt séparé du protoplasme général, se revêtir d'une membrane propre, s'appuyant d'une part à la membrane du rameau et contribuant de l'autre à la formation des membranes secondaires. Or l'examen attentif de ces régions ne revèle jamais la présence d'une telle membrane, dont les insertions ne sauraient cependant nous échapper, car il se formerait au point de contact de ces trois membranes, d'origine différente, une sorte de méat tel que je le représente dans le schéma A (fig. 20), qui rendrait le fait plus facilement observable. Or les apparences se ramènent toujours à celles que figure le schéma B, avec, de plus, ce fait caractéristique que l'on peut souvent trouver au point de raccord des membranes primitives et secondaires *les traces des couches internes du bourrelet imparfaitement gélifiées* et qui flottent librement dans l'espace considéré (*b*, fig. 19), ce qui ne s'accorde guère avec l'hypothèse d'un protoplasme vivant qui occuperait cette cavité.

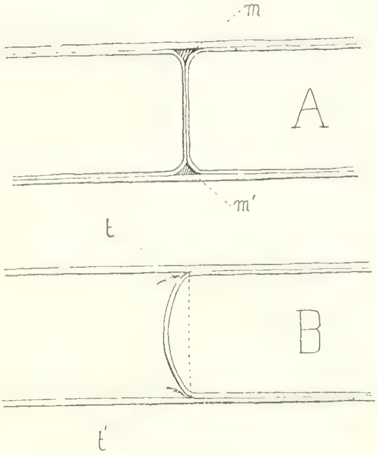


Fig. 20.

b) Examinons maintenant ce à quoi va aboutir le phénomène. Les membranes secondaires sont d'abord refoulées, en sens inverse l'une de l'autre, par le phénomène de gélification ; puis, la turgescence aidant, elles se retournent de part et d'autre en doigt de gant, de façon à pouvoir venir, dans certains cas, s'affronter à nouveau (fig. 18. VI et 19). C'est ainsi, du moins, qu'il me paraît logique d'interpréter la double sinuosité que l'on remarque souvent à leur point d'insertion. Pendant ce temps, la membrane externe supportant seule la traction qu'exerce le rameau sur le filament initial s'use et finit par se rompre, laissant un moignon cicatriciel tel que ceux que représente la figure 21.

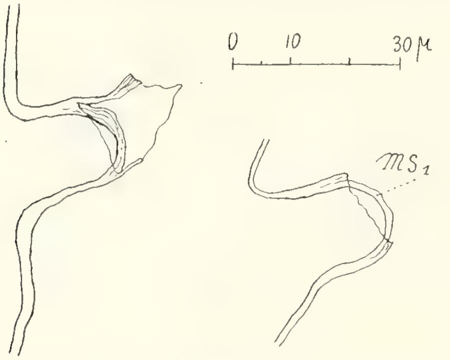


Fig. 21. — *Derbesia tenuissima.* — Moignons cicatriciels subsistant sur la plante mère après la chute du rameau.

Il s'agit donc bien là d'un véritable phénomène de *fractionnement*, analogue à ceux que nous avons observés chez *Bryopsis* et aboutissant à la formation de deux individus séparés et à une multiplication de l'algue.

L'analogie est rendue plus saillante encore lorsque le nouvel individu développe, alors qu'il n'est pas encore arraché de la plante mère, des filaments tout à fait semblables aux rhizoïdes que nous avons eu l'occasion de signaler dans le même cas chez *Bryopsis* (fig. 22 et comparer à la fig. 12).

Quel serait, dans tout cela, le rôle d'une cellule intercalaire?

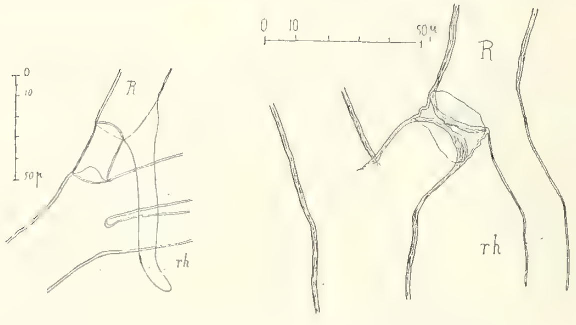


Fig. 22. — *Derbesia tenuissima.* — Rameaux (R) isolés de la plante mère et développant des filaments rhizoïdes (*rh*).

Et ne croit-on pas que sa présence est inconciliable avec un pareil fractionnement?

Je conclus de ces observations que, dans l'exemplaire que j'avais sous les yeux, il ne se passait rien qui rappelât le cloisonnement des *Œdogonium*, ni qui vînt infirmer le caractère de continuité du protoplasme ordinairement attribué au genre *Derbesia*. Il se peut, cependant, que le phénomène soit susceptible de modalités différentes suivant les échantillons. La question ne peut être rigoureusement résolue que par une étude histologique détaillée d'exemplaires vivants. Quel qu'en puisse être le résultat, il n'en est pas moins intéressant de voir qu'il se manifeste chez cette algue, au moins dans certains cas, un processus de fractionnement qui rappelle de très près celui que nous avons précédemment étudié chez *Bryopsis*.

2° *Occlusion des zoosporanges*. — Il y a tout lieu de penser enfin que, de même que chez cette dernière algue, les filaments dont nous venons d'étudier l'isolement sont dus à des zoosporanges avortés, car les *Derbesia*, on le sait, sont en général très pauvrement ramifiés.

On ne doit donc pas s'attendre à ce que les choses se passent d'une façon différente dans l'occlusion d'un zoosporange *vrai*. Je n'ai pu toutefois rencontrer, en ce cas, de stades intermédiaires, et j'ai dû me borner à constater que le phénomène débutait par l'apparition d'un bourrelet basilaire et aboutissait à la formation d'une membrane double, comme l'ont figuré déjà Kuckuck (1) pour *D. Lamourouxii* et Kjellmann pour *D. marina*.

Relativement à la première de ces deux espèces, cependant, les figures de Davis (**2**) représentent une sorte de septum lamelleux, qui, s'il n'est pas dû à des formations amenées par les réactifs, pourrait faire penser que l'occlusion peut, de même que chez *Bryopsis*, être parfois réalisée par des procédés un peu différents.

Mentionnons enfin que Strasburger (1) a signalé une certaine analogie entre l'occlusion des zoosporanges de *Derbesia* et des gamétanges de *Codium*. Nous allons maintenant, sans être entièrement d'accord avec cet auteur sur la marche même du phénomène, pouvoir vérifier le bien-fondé de cette affirmation.

§ 3. — Codiacées.

1° *Les phénomènes de fractionnement et de cloisonnement chez*

---

(1) Figure originale dans Oltmanns (2).

Codium. — Les épaississements circulaires de la membrane ou *diaphragmes*, que l'on rencontre sur les filaments végétatifs des différentes espèces de *Codium*, sont connus depuis bien longtemps et ils ont été fréquemment figurés (1). Il est inutile de donner ici la liste de tous les auteurs qui en font mention, d'autant plus, qu'à l'exception d'ARCANGELI, ceux mêmes qui ont récemment étudié la question de près [KÜSTER (**1**), BERTHOLD (**2**), GIBSON et AULD.] ne semblent pas s'être attachés à mettre en évidence la grande complexité des phénomènes qui régissent leur évolution.

Les observations que j'ai pu faire se rapportent à deux espèces de *Codium* : *C. tomentosum* et *C. Bursa*, dont je possédais de nombreux échantillons (2) récemment récoltés et conservés dans l'acool. Je me suis attaché à opérer dans les mêmes conditions que dans le cas de *Bryopsis*, c'est-à-dire en m'adressant à des préparations n'ayant subi l'action de réactifs d'aucune sorte, ou seulement colorées, pour faciliter l'observation, au bleu Cotton légèrement acide, qui n'amène pas de déformations sensibles, me réservant de les nettoyer et de les colorer ensuite diversement, après en avoir dessiné l'aspect à l'état naturel. Ces précautions sont absolument indispensables pour ces formations, qui montrent une grande finesse de structure et sont en outre, vis-à-vis des agents chimiques, d'une extrême sensibilité.

A. — CODIUM TOMENTOSUM. — Les épaississements annulaires s'accroissent d'abord graduellement, par seule apposition de lamelles nouvelles, ainsi que l'avait observé STRASBURGER (**1**, p. 224). Il semble cependant qu'au bout d'un certain temps interviennent, dans la région moyenne du bourrelet, des phénomènes de gélification ayant pour résultat un écartement plus considérable des lamelles qui deviennent beaucoup plus aisément observables (fig. 23). Ils sont facilement mis en évidence par addition, sous le couvre-objet, d'un peu de bleu soluble légèrement acidifié. C'est là l'aspect classique, le plus souvent décrit et figuré, et qui peut représenter ou simuler une occlusion complète du filament. Nous verrons plus loin les raisons pour lesquelles je dis « simuler ».

---

(1) Cf. THURET, Recherches sur les zoospores des algues, p. 232.

(2) Les échantillons de *C. tomentosum* provenaient soit de Saint-Vaast la Hougue (Manche), soit de Croix-de-Vie (Vendée), où ils avaient été récoltés par les soins du laboratoire ou par moi-même. En ce qui concerne *C. Bursa*, je suis redevable à MM. Pierrhughes, Clerget et Dessenon de beaux exemplaires originaires de la Méditerranée (Hyères) ou de la Manche (Granville, Saint-Lunaire) : je leur en adresse tous mes remerciements.

Les choses en restent là, peut-être, dans un certain nombre de cas, mais le plus souvent surviennent, dans ce diaphragme ainsi constitué, toute une suite de phénomènes qui vont en modifier profondément la structure.

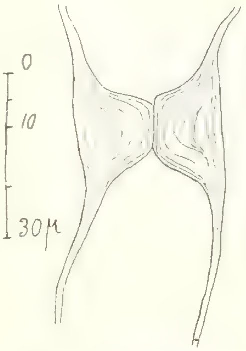


Fig. 23. — *Codium tomentosum.* — Diaphragme.

On voit peu à peu les couches moyennes du bourrelet, devenues plus nettement lamelleuses, s'écarter les unes des autres de façon à dessiner de profil deux écussons symétriques par rapport à l'axe du filament (fig. 24, I) et qui sont déterminés par l'intersection du plan de la figure avec un tore de gélification assez comparable, en ce moment de son évolution, à ceux que nous avons vus apparaître chez *Bryopsis* (fig. 11) ou chez *Derbesia* (fig. 18). Mais, tandis que dans ces deux genres il semblait être constitué par une matière fluide accumulée entre les lamelles non modifiées du bourrelet, il paraît ici, au contraire, être plein et constitué par des lamelles seulement un peu plus apparentes et, au début, se gélifier seulement *par les bords*.

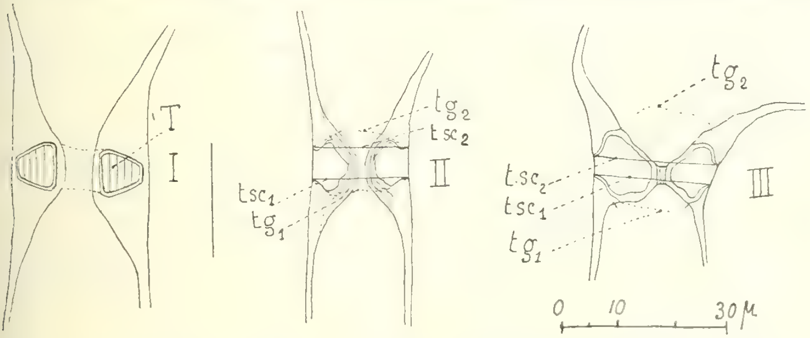


Fig. 24. — *Codium tomentosum.* — Phases successives de la gélification du diaphragme : T, tore de gélification ; tsc_1, tsc_2, traces sous-cuticulaires ; tg_1, tg_2, limites de la région atteinte par la gélification. (Échantillons récoltés au mois de juin.)

Cette gélification, progressant simultanément à partir de toute la surface externe du tore, c'est-à-dire à la fois vers l'intérieur et vers l'extérieur du filament, aboutit à deux résultats. Tandis que dans la lumière du filament viennent saillir les couches gélifiées du bourrelet, on voit, à sa périphérie, se dessiner la trace de la zone atteinte par la gélification (tg et tg_2 fig. 24. II et suivantes).

Il est à remarquer que, dans cette dernière zone, la gélification s'arrête sur tout le pourtour du bourrelet et immédiatement au-dessous de la couche cuticulaire, suivant deux lignes presque toujours parallèles et très apparentes (tsc_1, tsc_2). Si bien qu'au premier abord, et si l'on employait de faibles grossissements, on pourrait, ici encore, croire que l'on se trouve en présence de déchirures de la couche cuticulaire comme il s'en produit chez *Œdogonium*. Ces deux traces sont d'ailleurs exactement comparables à celles que nous avons rencontrées chez *Derbesia* et limitent, comme elles, l'aire de la gélification dans les couches sous-cuticulaires. Mais, chez *Derbesia tenuissima*, elles s'approchaient rarement aussi près de cette couche elle-même.

Jusqu'ici l'évolution du processus rappelait d'assez près, malgré quelques différences de détail, ce qui se passait chez *Bryopsis* et *Derbesia*, mais nous allons maintenant nous trouver en présence d'une différence capitale. En effet, tandis que dans les deux premiers genres, le phénomène avait pour résultat

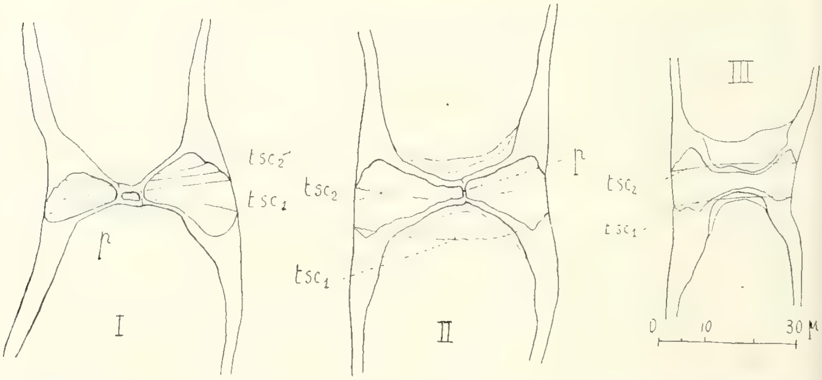


Fig. 25. — *Codium tomentosum.* — Les diaphragmes sont presque entièrement gélifiés, laissant un espace vide entre les deux fractions protoplasmiques, réunies seulement par de fins plasmodesmes *p* (en I et II). En III, toute communication est interrompue. (Échantillon récolté en décembre.)

final l'occlusion totale du filament et l'*isolement complet* des masses protoplasmiques, chez *Codium* cette occlusion n'est que *partielle*, dans la grande majorité des cas. Les deux protoplasmes, refoulés peu à peu par la gélification du bourrelet, restent en contact par de très fins trabécules protoplasmiques (fig. 24. III et 25). Ce sont de véritables *plasmodesmes* que l'on peut observer à l'immersion en les colorant par l'iode (sans acide sulfurique qui détruirait tout) ou par les bleus solubles qui les teignent en bleu marine.

Ces trabécules sont revêtus de minces formations membraneuses qui viennent augmenter un peu la solidité de l'ensemble, car, à ce moment, la substance du bourrelet est complètement gélifiée et semble même avoir été résorbée, ce qui fait que la continuité du filament ne serait plus assurée que par une mince pellicule cuticulaire, susceptible de se rompre aisément.

Ces sortes de gaines protectrices sont évidemment au moins contemporaines de la gélification du bourrelet, puisque auparavant les deux protoplasmes communiquaient librement. En est-il de même des membranes qui limitent les deux masses protoplasmiques ainsi éloignées? En d'autres termes ces deux membranes sont-elles comparables à ce que nous avons appelé des *membranes secondaires* dans les cas précédents? On conçoit qu'il soit assez difficile d'élucider complètement ce point. A mon sens, elles ont un double caractère : ce ne sont pas des membranes secondaires proprement dites, parce que la gélification semble toujours respecter la couche la plus interne du bourrelet, celle qui est au contact immédiat du protoplasme. D'autre part, les deux protoplasmes, une fois séparés, sont susceptibles de les épaissir ultérieurement chacun de leur côté : elles ne sont donc pas entièrement dues à des restes de la membrane primitive.

Ce n'est là, d'ailleurs, qu'un détail ; le fait intéressant est que la disposition réalisée dans la plupart des cas laisse subsister la continuité protoplasmique de la plante, à l'inverse de ce qui se passait chez *Bryopsis* et *Derbesia*. Il se trouve bien des échantillons où toute communication est interrompue (fig. 25. III), mais ils sont rares par rapport aux précédents et l'on peut les considérer comme exceptionnels, ou penser que la rupture des plasmodesmes a été la suite de quelque traumatisme survenu à la plante, soit pendant sa végétation, soit pendant sa récolte, soit pendant la dilacération des préparations. Ces considérations prendront plus de valeur quand nous aurons suivi l'évolution de ces diaphragmes chez *Codium Bursa.*

B. — Codium Bursa. — 1° Ici, comme chez *C. tomentosum*, une occlusion plus ou moins complète peut être réalisée par la seule croissance du bourrelet, suivie d'un gonflement plus ou moins accentué des couches moyennes (fig. 26). Je désignerai ces formations sous le nom de *diaphragmes simples*. Mais, le plus souvent, se manifestent des phénomènes d'une grande complexité.

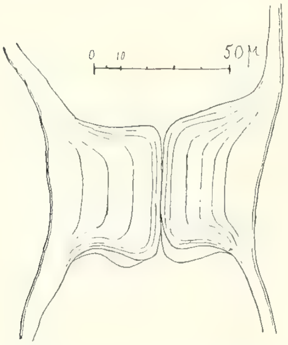


Fig. 26. — *Codium Bursa.* — Diaphragme simple. (Échantillon récolté en janvier).

2° Il peut d'abord se produire, dans les couches moyennes du bourrelet, une gélification analogue à celle que nous avons précédemment étudiée chez *C. tomentosum*, aboutissant également à une double déchirure du bourrelet se prolongeant jusqu'à la couche sous-cuticulaire (fig. 27, A et B et 28 et comparer à la fig. 24, II).

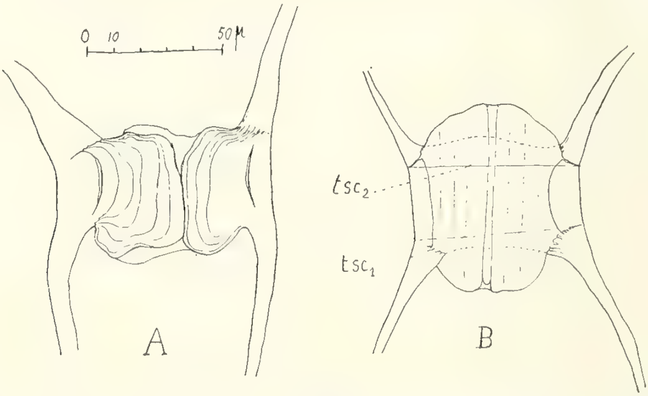


Fig. 27. — *Codium Bursa.* — Diaphragmes composés. (Échantillons récoltés en janvier.)

Mais le processus, au lieu d'aboutir à la formation d'un anneau circulaire *vide*, par résorption des substances gélifiées (fig. 25), donne naissance à un diaphragme d'obturation *plein*. Ce diaphragme peut continuer à accuser nettement sa double origine (fig. 27. A et 28), ou bien, les substances provenant de la gélification, et parmi lesquelles on peut toujours mettre en évidence la callose et les composés pectiques, se pénètrent et adhèrent si fortement par pression mutuelle, que l'on aboutit à la formation de véritables bouchons, rappelant un peu la forme d'une bobine et qui sont encastrés dans l'étranglement formé par le reliquat non gélifié du bourrelet (fig. 27. B). Dans l'un et l'autre cas, j'appellerai les diaphragmes ainsi obtenus des *diaphragmes composés*, pour les distinguer des diaphragmes *simples* dus à l'accroissement normal des bourrelets.

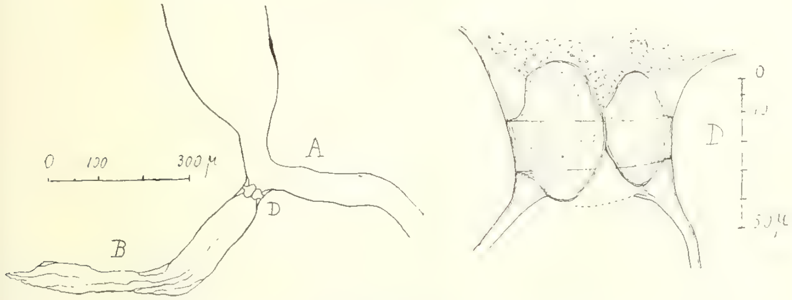


Fig. 28. — *Codium Bursa*. — Diaphragme composé, D, isolant un filament sain, A, d'un filament dégénéré, B.

Il se peut que ces diaphragmes aboutissent quelquefois à une occlusion totale de la lumière du filament, mais il faut remarquer que, de même que chez *C. tomentosum*, la continuité protoplasmique est très longtemps maintenue par de fins canalicules qui traversent toute la masse obturatrice et que l'on peut mettre en évidence par l'iode ou les bleus solubles. (Il faut faire une exception pour la figure 28, qui représente une formation nettement cicatricielle, ainsi que le montrait l'aspect dégénéré du filament B par rapport au filament A.) (1).

---

(1) Cette figure nous montre le rôle que peuvent avoir les diaphragmes de *Codium* dans les phénomènes de cicatrisation. Il n'est pas rare de voir des parties saines ainsi isolées des parties malades et notamment des filaments de la zone médiane qui, ainsi qu'on le sait, dégénèrent peu à peu chez cette algue. Je n'y ai jamais vu nettement de membranes cicatricielles. Mais l'observation en est excessivement difficile par suite de la structure lamelleuse

3° Mais l'histoire de ces curieuses formations ne s'arrête pas là. On s'aperçoit que, dans bien des cas, surtout si l'on examine un échantillon récolté au printemps, les diaphragmes, tant simples que composés, présentent un aspect déchiqueté tout spécial (fig. 29 et 30), tandis que le protoplasme vient s'insinuer dans les anfractuosités ainsi créées.

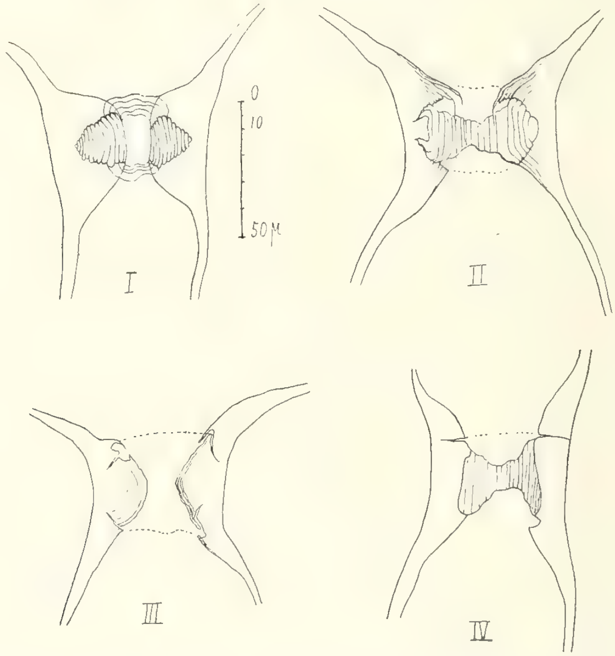


Fig. 29. — *Codium Bursa.* — Phases diverses de la *destruction* des diaphragmes. (Échantillons récoltés au mois d'avril.)

Ce sont là des phénomènes que l'on ne saurait confondre avec ceux que nous avons précédemment étudiés, où les contours des bourrelets étaient toujours nettement arrondis, comme il se produit pour une substance demi-fluide qui se gonfle progressivement. On a l'impression que le sens de la marche du phénomène est renversé, c'est-à-dire qu'il ne s'agit plus du refoulement du protoplasme par la gélification du bourrelet, mais d'une invasion du diaphragme gélifié par le protoplasme. Les choses ont nettement l'allure de phénomènes de désorgani-

---

des bourrelets et je pense que c'est à ce fait qu'elles doivent d'échapper à l'examen.

sation et, comme le contenu cellulaire s'est toujours montré parfaitement sain et normal à ce niveau, elles ne peuvent s'expliquer que par une *destruction des diaphragmes consécutive à leur occlusion*. C'est là un fait qui, à ma connaissance, n'avait pas encore été signalé.

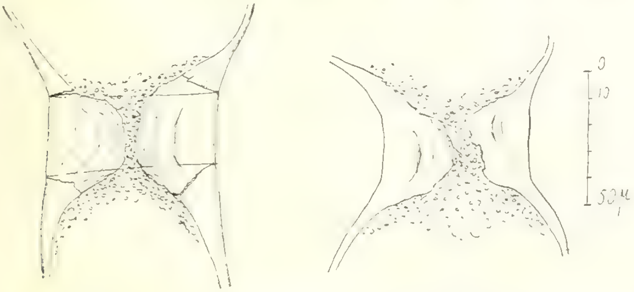


Fig. 30. — *Codium Bursa.* — Destruction irrégulière des diaphragmes. A droite, diaphragme simple ; à gauche, diaphragme composé. (Échantillons récoltés en avril.)

Cette destruction, sur la signification de laquelle nous reviendrons plus loin, peut s'effectuer de différentes façons. Elle peut affecter une certaine régularité et ronger les diaphragmes par la partie interne en gagnant peu à peu la périphérie (fig. 29. I. II). Elle peut être aussi absolument irrégulière (fig. 30). De toutes façons nous aboutissons à un aspect analogue à celui de la figure 29. IV, où l'on voit les deux protoplasmes communiquer librement par un large canal ouvert entre ce que l'on peut appeler les « ruines » du diaphragme.

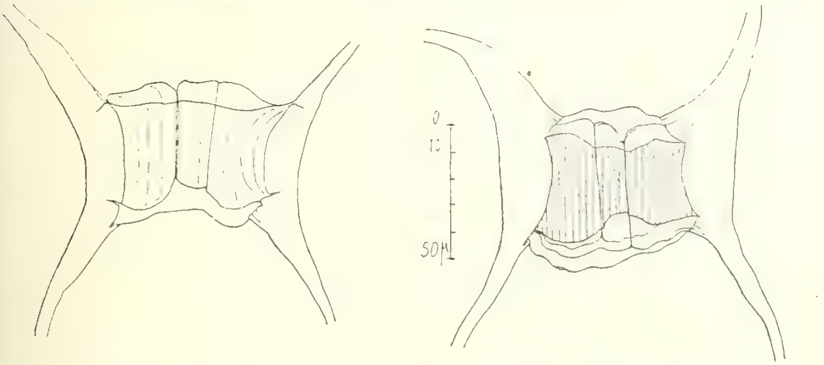


Fig. 31. — *Codium Bursa.* — Début de la destruction des diaphragmes composés (Échantillons récoltés en janvier.)

Les exemples cités jusqu'ici sont surtout relatifs à la destruction des diaphragmes simples, la figure 31 nous montre que les diaphragmes composés peuvent subir le même sort.

4° Enfin les diaphragmes ainsi détruits peuvent être de nouveau réédifiés pour recommencer le même cycle.

Le fait est établi par l'existence de formations analogues à celle qui a été représentée par la figure 32 B. Dans cet échantillon, l'occlusion est réalisée par le gonflement de lamelles dont la formation a été visiblement postérieure à la formation d'un premier diaphragme, suivie de sa destruction. L'emplacement de ce premier diaphragme est reconnaissable en D_1, à la double fracture de la membrane primitive à ce niveau, et l'on peut se rendre compte que le second, D_2, est de dimensions presque doubles, ce qui correspond à l'accroissement du filament pendant le laps de temps qui s'est écoulé entre la première gélification et la seconde.

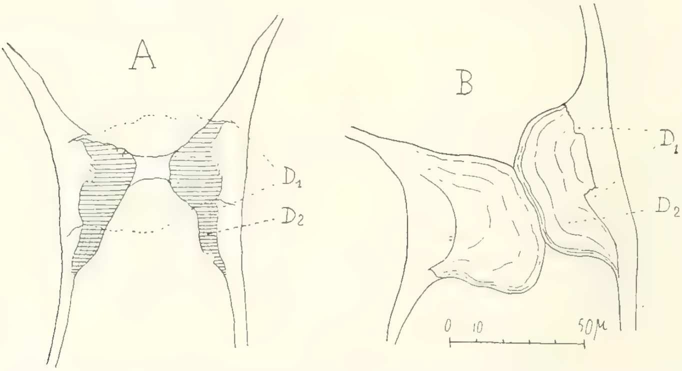


Fig. 32. — *Codium Bursa.* — Reconstitution des diaphragmes après une première destruction. En A (échantillon récolté en août), elle est encore inachevée ; en B (échantillon récolté en janvier), elle est entièrement terminée.

Restait à saisir le mécanisme de cette réédification.

Il m'a paru, en examinant attentivement les points où s'était opérée une première destruction des diaphragmes et où les protoplasmes communiquaient librement, que certains d'entre eux n'avaient plus cet aspect déchiqueté que nous avons signalé plus haut : les contours en étaient arrondis et comme estompés. Il semble bien que nous prenions là sur le fait la reconstruction progressive du diaphragme qui s'effectuerait partiellement en continuité avec les attaches des anciennes lamelles et partiellement en se superposant à ces premières formations (Voir la figure 32 A où les portions de membrane formées après la première destruction et qui se laissaient nettement distinguer de la membrane primitive, ont été figurées en hachures).

C. Discussion des résultats. — Telle m'a paru être l'évolution de ces formations. Les phénomènes de destruction et de reconstitution des diaphragmes se sont mieux prêtés à l'observation chez *Codium Bursa*, vu les dimensions sensiblement plus grandes des échantillons ; mais on peut les retrouver chez *C. tomentosum* : la figure 33 montre un cas très net de rétablissement de la continuité protoplasmique après une première gélification, dont les traces sont encore visibles, et peut-être d'une reconstitution concomitante du bourrelet.

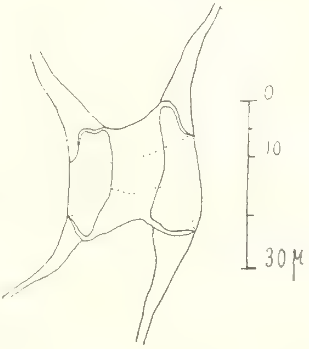


Fig. 33. — *Codium tomentosum.* — Rétablissement de la continuité protoplasmique après destruction d'un diaphragme.

Arcangeli avait déjà vu, et en partie figuré, ces phénomènes chez quatre espèces de *Codium* (*C. Bursa*, *C. tomentosum*, *C. Muelleri*, *C. adherens*). Il a bien observé que leur apparition était due à la formation d'un bourrelet, suivie d'une modification de la substance « progressant de l'intérieur vers l'extérieur », mais il n'avait point suivi la marche de cette modification, ni cherché à relier entre eux les différents aspects observés. Préoccupé surtout du côté physiologique de la question, et se basant sur ce que les « poils » des *Codium* présentent aussi à leur base de pareils diaphragmes, après occlusion desquels ils sont éliminés, il voyait là un mécanisme facilitant la multiplication de la plante, aboutissant donc, suivant la terminologie que nous avons adoptée, à un véritable *fractionnement*.

Il ne me semble pas que ce soit le vrai caractère de ces formations, ou du moins leur caractère *actuel*. Nous avons vu qu'à travers tous les diaphragmes simples ou composés de *Codium Bursa*, on pouvait fréquemment retrouver de fins trabécules reliant les deux masses protoplasmiques primitivement contigües. Ces communications sont encore plus nettes chez *Codium tomentosum*, où elles sont revêtues de formations membraneuses protectrices. De plus, la destruction des diaphragmes et le fusionnement ultérieur des protoplasmes montrent que si un isolement complet est jamais réalisé, il n'a cependant qu'un caractère *temporaire*. Tout cela ne ressemble guère à un processus de multiplication.

Quelle peut donc être la signification de ces phénomènes? Je ne me flatte pas, par ces quelques observations faites sur des échantillons de provenances différentes, d'élucider une question qui réclamerait une étude approfondie et presque journellement suivie, sur des exemplaires vivants. Il m'a été donné cependant de faire une remarque qui, si elle était confirmée, serait d'une bonne indication.

Il était naturel de penser que ces fermetures et réouvertures successives des communications protoplasmiques étaient en rapport avec les périodes de végétation de la plante. Or, parmi les échantillons de *C. Bursa* que j'avais à ma disposition, certains avaient été récoltés en janvier, d'autres en avril et d'autres en septembre. Dans les exemplaires datant de janvier, la majorité des diaphragmes étaient obturés, mais un certain nombre d'entre eux présentaient l'aspect que j'ai interprété comme accusant leur destruction. Au mois d'avril, la plupart sont largement ouverts. En septembre, au contraire, on en trouve à nouveau un grand nombre qui sont obturés (c'est de ce moment que dataient les échantillons d'Arcangeli et, si l'on se reporte à ses figures, on remarquera qu'il les représente tous fermés). Il est donc permis de penser que l'occlusion des diaphragmes coïnciderait avec la période hivernale, pour cesser au printemps et se rétablir graduellement au fur et à mesure de la période de végétation. Mais le phénomène se compliquant, d'une part, du fait que la croissance de l'algue ne semble jamais complètement interrompue et que l'on peut trouver en hiver des diaphragmes jeunes et ouverts; d'autre part, de l'intervention de phénomènes de cicatrisation consécutifs à la dégénérescence continue des filaments de la zone centrale (qui peuvent amener l'occlusion des diaphragmes, ainsi que nous l'avons vu plus haut, fig. 28), je ne donnerai provisoirement cette interprétation que comme une hypothèse s'appliquant à la majorité des cas.

Par contre, c'est avec certitude que nous pouvons conclure de cette étude que les diaphragmes de *Codium* présentent de grandes analogies dans leur structure anatomique et dans le mécanisme de leur gélification, avec les formations précédemment étudiées chez *Bryopsis* et surtout chez *Derbesia*. *Mais, tandis que chez* C. tomentosum *il y a résorption des substances gélifiées du diaphragme, ainsi que cela avait lieu chez* Derbesia, *chez* C. Bursa *ces substances ne disparaissent point et forment un magma occlusif comme chez* Bryopsis.

Ces analogies sont plus frappantes encore lorsque l'on considère l'occlusion des gamétanges chez *C. tomentosum*. Débutant par les mêmes phénomènes, elle aboutit à la formation de deux membranes (les membranes secondaires) séparées par un espace vide (fig. 34), si bien que l'on croirait avoir affaire à un zoosporange de *Derbesia*.

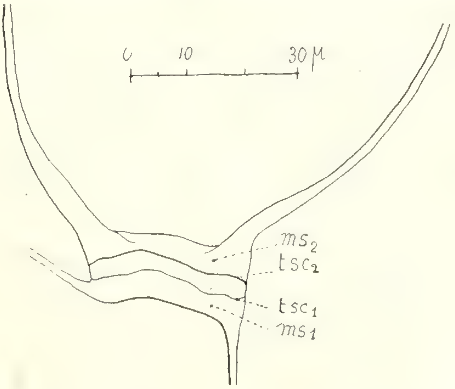


Fig. 34. — *Codium tomentosum.* — Occlusion d'un gamétange : ms_1, ms_2, membranes secondaires ; tsc_1, tsc_2, traces sous-cuticulaires de la gélification.

Mais, en ce qui concerne les diaphragmes situés sur les filaments végétatifs proprement dits, soit que leur occlusion ne devienne jamais complète, soit qu'elle ne soit que temporaire, elle n'aboutit plus, comme précédemment, à l'isolement d'individus différents, puisque tous les rameaux demeurent constamment groupés et solidaires.

Ce genre, qui, au point de vue de la disposition de son protoplasme, nous rappelle tantôt une Siphonale vraie et tantôt une Siphonocladiale, nous présente donc, *physiologiquement parlant*, un intéressant type de transition entre les algues à structure continue et les algues cloisonnées à cellules plurinucléées.

Mais les différences qui se manifestent entre ses diaphragmes, très complexes, et les cloisons simples des Siphonocladiales, nous montrent qu'ici le même but est atteint par d'autres moyens.

On peut, en effet, abstraction faite des phénomènes de reproduction et en envisageant seulement la morphologie du thalle, considérer les *Codium* comme des *Derbesia* dans lesquels les rameaux ne cesseraient que temporairement de rester en communication avec le filament primitif et continueraient à pouvoir proliférer dans les mêmes conditions, en enchevêtrant et en différenciant leurs filaments de façon à réaliser finalement le port caractéristique du thalle des *Codium*.

Sans préjuger du sens dans lequel a pu se faire cette évolution, il est intéressant de constater comment on peut passer du *fractionnement* simple à une sorte de *cloisonnement*.

2° PHÉNOMÈNES DE FRACTIONNEMENT CHEZ LES UDOTÉES.

Les épaississements de la membrane que l'on rencontre chez la plupart (1) des autres Codiacées rappellent souvent par leur aspect ceux qui existent chez *Codium*. Cependant, bien qu'il m'ait été donné d'examiner un certain nombre de représentants de cette famille, je n'y ai jamais observé de formations aussi complexes que celles que nous venons d'étudier et les épaississements ne paraissent s'accroître que par la formation régulière et normale de nouvelles couches, ainsi que cela a lieu chez *Pseudo bryopsis*.

Mais je ne disposais que de fragments tels que ceux que l'on peut distraire d'un herbier et l'on peut espérer, par l'examen des données bibliographiques que nous possédons à ce sujet, qu'une étude portant sur un grand nombre d'échantillons permettrait de retrouver de telles formations. Je me bornerai à mentionner brièvement les quelques faits qui légitiment, à mon sens, cette manière de voir.

En ce qui concerne l'occlusion des sporanges, HOWE (**1.3**) décrit chez *Avrainvillea nigricans* et chez *Halimeda scabra* des bouchons « qui semblent formés d'un mucilage callosique plutôt que de cellulose ». Les figures de cet auteur ne permettent malheureusement pas de voir s'il s'agit là, comme il y a lieu de le supposer, de phénomènes de gélification rappelant ceux qui se présentent chez *Codium*. La figure donnée à ce sujet par A et E S. Gepp relativement à *A. erecta* paraît se rapporter à un échantillon dont l'occlusion n'était pas encore terminée.

---

(1) En ce qui concerne les échantillons observés (v. p. 185), ils ne manquaient que chez *Cladocephalus scoparius*.

En ce qui concerne le fractionnement du thalle, nous devons à Sonder une figure relative à *Chlorodesmis comosa*, d'après laquelle il semble bien que cet auteur ait eu sous les yeux un exemple de fractionnement par doubles membranes, tel que nous en avons constaté chez *Derbesia*.

On se souvient enfin de l'incertitude qui a régné pendant longtemps au sujet de l'état d'ouverture ou d'occlusion des épaississements annulaires que l'on rencontre dans le genre *Penicillus*. Il y eut d'abord à ce sujet une petite polémique entre Kützing (**1**), qui les prétendait ouvertes, et Montagne (**1**.**2**), qui y voyait des « cloisons » véritables. Harvey adopta cette dernière manière de voir. Plus récemment De Toni, dans son Sylloge, sépare encore le genre *Espera*, à filaments septés, du genre *Penicillus* à filaments incomplètement septés, et cependant Woronine (**1**) a montré que ces deux genres doivent être confondus en un seul. Une comparaison avec les phénomènes qui se passent chez *Codium* serait peut-être susceptible d'apporter un élément nouveau à la question et de nous expliquer les divergences des différents observateurs. Il se pourrait que les filaments fussent septés ou non, non seulement suivant leur âge, mais encore selon le moment de l'année auquel aurait été faite la récolte.

Il y a là, on le voit, un ensemble de questions qu'il serait intéressant d'approfondir et qui peut-être nous apporteraient de nouvelles données au point de vue des relations encore si peu connues entre Siphonales et Siphonocladiales.

§ 4. — **Caulerpacées.**

FRACTIONNEMENT DU THALLE CHEZ CAULERPA PROLIFERA.

Bien que les phénomènes que je vais maintenant examiner soient très différents de ceux que nous venons d'étudier, ils seront néanmoins à leur place dans cette étude des procédés de fractionnement chez les Siphonales puisqu'ils aboutissent, comme nous le verrons, à une véritable multiplication de la plante.

On sait depuis longtemps [v. not. Wakker et Janse (**1-2**)] que des fragments du thalle du *Caulerpa prolifera*, arrachés à la plante mère, peuvent donner naissance à des individus nouveaux, en donnant d'une part des rhizoïdes et de l'autre des frondes assimilatrices. C'est même le seul procédé de reproduction qui soit actuellement connu chez cette algue. Mais ce qui est intéressant, et paraît au premier abord tant soit peu paradoxal, c'est que cette multiplication du végétal est la suite d'une dégénérescence survenant chez la plante mère après une certaine durée de végétation.

En examinant, en effet, des thalles de *Caulerpa prolifera* récoltés à Cannes au mois d'août, j'avais remarqué que les échantillons, bien développés, et dont quelques frondes étaient en parfait état, présentaient néanmoins, par endroits, des traces certaines de dégénérescence. Certaines d'entre elles avaient perdu toute turgescence, étaient devenues jaunâtres ; d'autres, complètement fripées et hyalines, paraissaient vides de contenu. Les mêmes phénomènes pouvaient s'observer sur les stolons.

Ces régions malades ou mortes étaient irrégulièrement distribuées sur le rhizome ou sur les frondes et séparées des

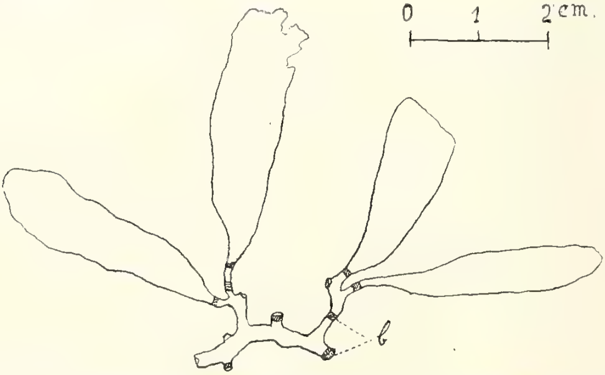


Fig. 35. — *Caulerpa prolifera*. — Portion d'un thalle récolté en août : *b*, bouchons cicatriciels.

parties saines par des productions cicatricielles affectant la forme de taches annulaires (fig. 35) dans le premier cas, de lignes plus ou moins irrégulières dans le second (fig. 36), qui

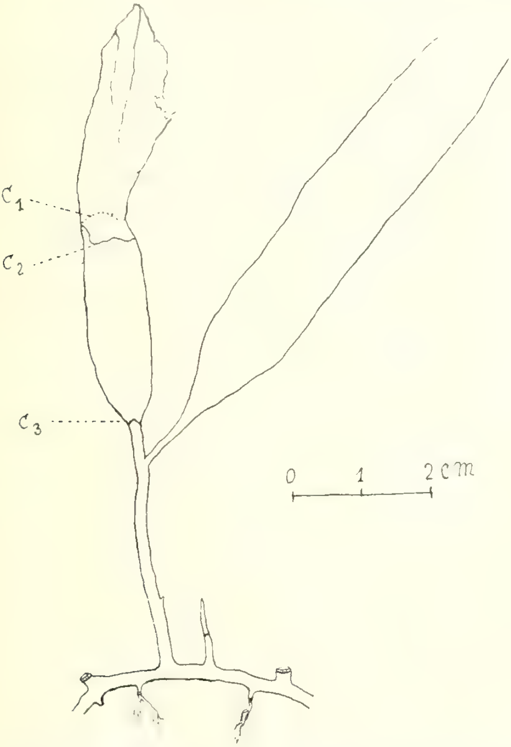


Fig. 36. — *Caulerpa prolifera*. — Portion d'un thalle récolté en août : c_1, c_3, c_3, membranes cicatricielles successives isolant une fronde dégénérée.

tranchaient par leur coloration brunâtre sur le vert chlorophyllien des endroits indemmes ou le jaune pâle des parties atteintes.

Or, dans un envoi fait au mois de décembre, de la même localité, je fus frappé de l'abondance des fragments arrachés à des thalles adultes que j'y rencontrais (fig. 37), et auquels la présence de rhizoïdes adventifs et de minces feuilles en lanières donnaient déjà l'aspect de régénération décrit par Janse.

Ces fragments provenaient visiblement de la mise en lambeaux des thalles dont j'avais remarqué le mauvais état de végétation dès le mois d'août. Il me parut alors intéressant d'étudier de plus près le phénomène et de voir comment se manifestaient, au point de vue anatomique, cette dégénérescence et ce fractionnement. Pour en mieux suivre la marche, il ne sera pas inutile de revenir un peu, au préalable, sur les phénomènes de cicatrisation proprement dits.

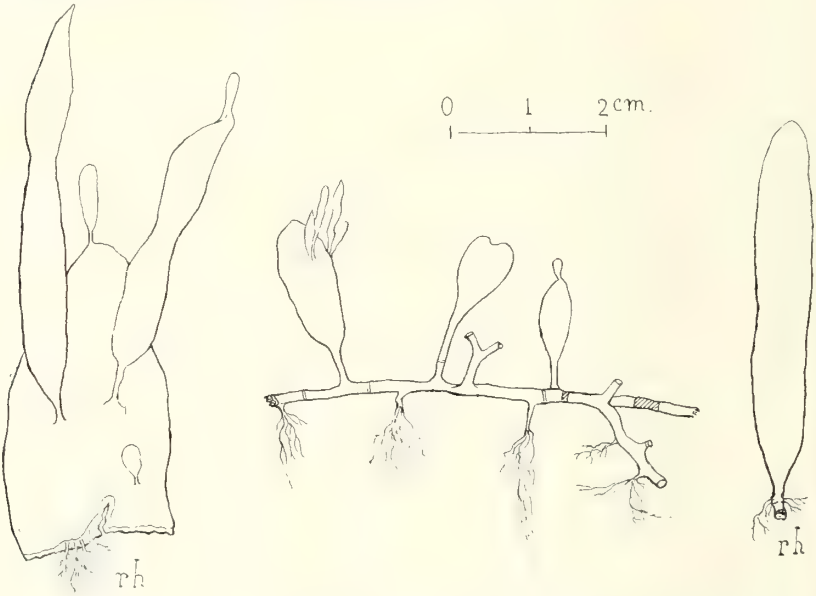


Fig. 37. — *Caulerpa prolifera.* — Fragments récoltés en décembre : *rh*, rhizoïdes adventifs.

Nous avons vu que cette cicatrisation s'établissait, chez *Caulerpa*, en deux temps successifs : il se produit d'abord une coagulation du protoplasme immédiatement voisin de la blessure ; puis, à l'abri de cette première formation, il s'établit une membrane de cicatrisation. Mais il semble bien que le processus ne s'arrête pas là. Si l'on vient à faire une coupe dans la région d'un bourrelet cicatriciel, situé par exemple à l'extrémité d'une fronde, *par ailleurs en bon état de végétation* (fig. 38), on s'aperçoit aisément que les effets du traumatisme se font sentir dans une zone qui s'étend relativement loin de la partie directement lésée. L'épaisseur de la fronde y est notablement accrue, le protoplasme n'y possède point son aspect normal, les chloroleucites sont décolorés, et la zone centrale en est occupée par une sorte de gelée hyaline parcourue par de fines stries longitudinales. Enfin, au point de vue spécial qui nous occupe, la membrane y est altérée, nettement gonflée, ainsi que les trabécules qui apparaissent comme beaucoup plus gros qu'ils ne le sont normalement et dont le gonflement s'accuse par l'écartement des fines lamelles concentriques qui les forment.

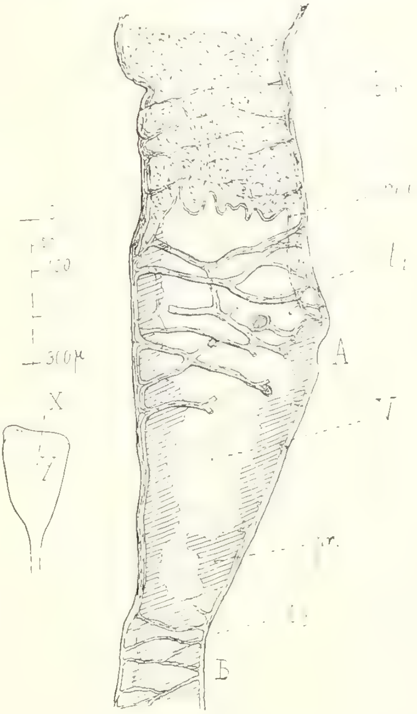


Fig 38. — *Caulerpa prolifera.* — Coupe XY au niveau d'un bourrelet cicatriciel situé à l'extrémité d'une fronde. Les effets du traumatisme se font sentir au delà du bouchon cicatriciel (*bc*) et de la membrane de cicatrisation (*mc*) : A, partie atteinte ; B, partie saine ; t_1, trabécules gonflés ; t_2, trabécules normaux ; *pr*, protoplasme ; V, vacuole centrale.

Il y a là un aspect de dégénérescence qui conduit à penser que l'occlusion de la blessure n'est que provisoire et insuffisante, et que les effets du traumatisme se font sentir progressivement assez loin jusque dans le reste de la fronde.

Janse (**2**), qui a déjà signalé ce gonflement de la fronde au voisinage de la blessure, s'explique ce phénomène par une rupture des trabécules consécutive au traumatisme. L'écartement ultérieur serait dû à la turgescence : ce qui s'accorde avec sa manière de voir relative au rôle des trabécules et avec les résultats généraux de ses expériences, bien connues, à ce sujet.

Cette interprétation, plausible dans certaines circonstances (notamment quand il s'agit d'un traumatisme par *pression* comme dans les expériences de cet auteur), ne me satisfait pas entièrement, au moins quand elle est présentée sous cette forme. Les trabécules sont des formations résistantes, et l'on ne voit pas bien pourquoi une mutilation de la fronde en provoquerait régulièrement la rupture dans une région qui n'est pas directement atteinte par cette mutilation.

S'ils cèdent à l'effort de la turgescence, c'est, à mon sens, parce qu'ils sont, eux aussi, attaqués par le processus de dégénérescence qui se manifeste aux abords de la blessure et qui, gonflant et désagrégeant les différentes lamelles constitutives, a pour effet de les rendre moins résistants.

Quelquefois ce gonflement des trabécules aboutit à une véritable gélification, c'est ce que l'on peut voir au niveau de la plupart des bouchons cicatriciels où ces formations ne nous apparaissent souvent plus que comme de fins linéaments, excessivement ténus, et réduits à ce que j'ai appelé leur filament axial. Il est donc très probable que non seulement le contenu protoplasmique, mais encore les substances mises en liberté par la gélification des trabécules, peuvent jouer un rôle dans la production des bouchons cicatriciels chez *Caulerpa* (1).

Dans l'exemple que nous avons sous les yeux (fig. 38) cette gélification, qui avait eu lieu déjà dans la zone du bouchon cicatriciel, était en train de se poursuivre de l'autre côté de la membrane cicatricielle dans la zone A, et elle aurait vraisemblablement eu pour résultat la formation d'une seconde membrane de cicatrisation en B. Il n'est pas rare, en effet, de voir, sur des échantiltons de *Caulerpa*, ces formations se succéder, soit en zones plus ou moins concentriques, soit, comme dans le cas de la figure 36, à des intervalles relativement éloignés.

Ce sont des phénomènes très analogues qui nous conduisent aux phénomènes de fractionnement du thalle que je me suis proposé d'étudier.

Suivons, par exemple, par des coupes pratiquées à différents stades de leur formation, l'évolution de ces productions cicatricielles sur un stolon. La dégénérescence se manifeste d'abord à nous par un changement de consistance et d'aspect du contenu protoplasmique qui devient jaunâtre en même temps que disparaissent les chloroleucites et la plupart des grains d'amidon. Le changement paraît débuter à la périphérie et gagner peu à peu le centre du stolon. Bientôt la partie malade ne renferme plus qu'une substance jaune, translucide, finement striée dans le sens de la longueur et analogue à celle que l'on peut voir au milieu de la partie A de la figure 38. Les trabécules subissent les modifications signalées plus haut et la membrane elle-même se montre altérée, comme on en peut juger par l'écartement des lamelles constituantes. Cette mortification gagne de proche en proche le contenu du stolon sur une longueur qui peut aller jusqu'à quelques millimètres.

---

(1) La méthode des colorants ne fournit malheureusement que peu d'éclaircissements à ce sujet. Car on ne peut débarrasser ces formations des substances azotées qu'elles renferment sans en faire disparaître également les autres constituants. Or ces substances retiennent fortement la plupart des colorants, on ne peut donc pas faire grand fond des colorations obtenues.

A un moment donné, cependant, le protoplasme environnant se défend contre elle : il se forme une membrane de cicatrisation s'appuyant aux trabécules, ce qui rend son trajet très compliqué et sinueux et son observation parfois difficile (fig. 39). Il se produit alors un durcissement de la gelée qui remplit la zone malade et, fait assez curieux, ce durcissement progresse en volutes irrégulières *d'une façon centrifuge par rapport au protoplasme sain* (fig. 40), comme s'il y avait de sa part sécrétion de substances qui diffuseraient à travers la membrane cicatricielle et causeraient peu à peu la coagulation de la masse gélifiée à leur contact. On peut d'ailleurs observer fréquemment le même phénomène dans la production des bouchons cicatriciels consécutifs à une bles-

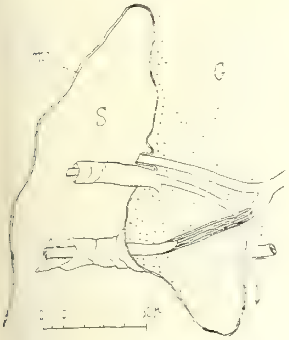


Fig. 39. — *Caulerpa prolifera.* — Disposition de la membrane cicatricielle entre une portion de stolon malade, G, et la portion saine, S.

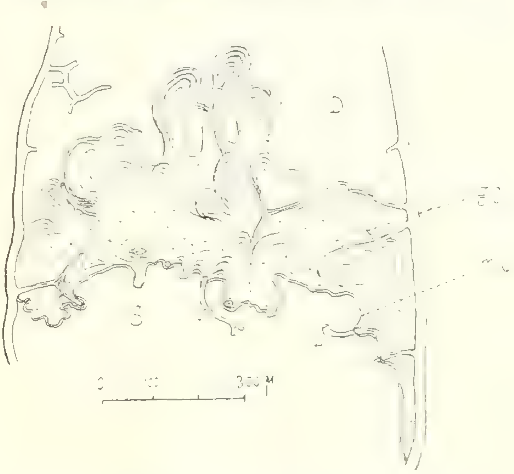


Fig. 40. — *Caulerpa prolifera.* — Formation d'un bouchon cicatriciel entre la partie saine, S, et la partie dégénérée, D, d'un stolon ; *mc*, membrane cicatricielle ; *gc*, gelée cicatricielle.

sure, tels que celui que nous avons étudié plus haut (fig. 38).

Peu à peu la partie intéressée du stolon se trouve entièrement occupée par cette masse durcie. Mais il y a là désormais, par suite des phénomènes de désorganisation de la membrane que j'ai signalés à ce niveau, une zone de moindre résistance qui bientôt aboutira, par sa rupture, à la fragmentation de la plante et par conséquent à la mise en liberté des parties encore saines.

Il est difficile de voir là un phénomène de multiplication proprement dit, puisque la fragmentation de la plante en plusieurs individus nouveaux ne nous apparaît que comme la conséquence de la résistance de certaines portions du protoplasme contre la mortification, et de leur isolement successif par des productions cicatricielles.

Il n'est pas moins intéressant de voir ce phénomène, qui se présente d'abord à nous sous l'aspect d'une véritable dégénérescence, aboutir finalement à un vrai bouturage de la plante et, par l'action des courants et des marées, qui vont entraîner ces fragments, à une extension possible de son aire géographique. On voit cependant combien ce procédé de fractionnement du thalle diffère de ceux que nous avons rencontrés antérieurement et combien il leur est inférieur puisqu'il ne va pas, pour le végétal, sans une perte considérable de substance.

Cas de Caulerpa hypnoides.

Reinke a signalé la présence, à l'extrémité des ramules de *C. hypnoides*, de fines membranes qui délimiteraient en ce point une courte cellule apicale. On saisit tout l'intérêt que pourraient présenter de telles formations au point de vue de la question, toujours ouverte, des rapports entre Siphonales et Siphonocladiales. Bien que j'aie soigneusement examiné à ce point de vue un échantillon de cette espèce provenant de l'herbier du Muséum, je n'ai jamais pu y observer de telles membranes. Ceci prouve qu'elles n'existent pas toujours, mais ne suffit certainement pas à démontrer qu'elles ne peuvent jamais se rencontrer. Cependant, si je n'ai pas vu de telles cellules apicales, j'ai souvent trouvé réalisé un aspect qui s'en rapproche un peu, et je ne serais pas étonné qu'il s'agisse là, en définitive, du phénomène qu'avait pu observer Reinke.

L'extrémité de ces ramules est assez souvent, en effet, le siège d'une dégénérescence assez semblable dans ses apparences à celle que nous venons d'étudier. On peut voir le contenu, devenu jaunâtre et comme aggloméré, isolé des parties saines par une membrane de cicatrisation (fig. 41, A).

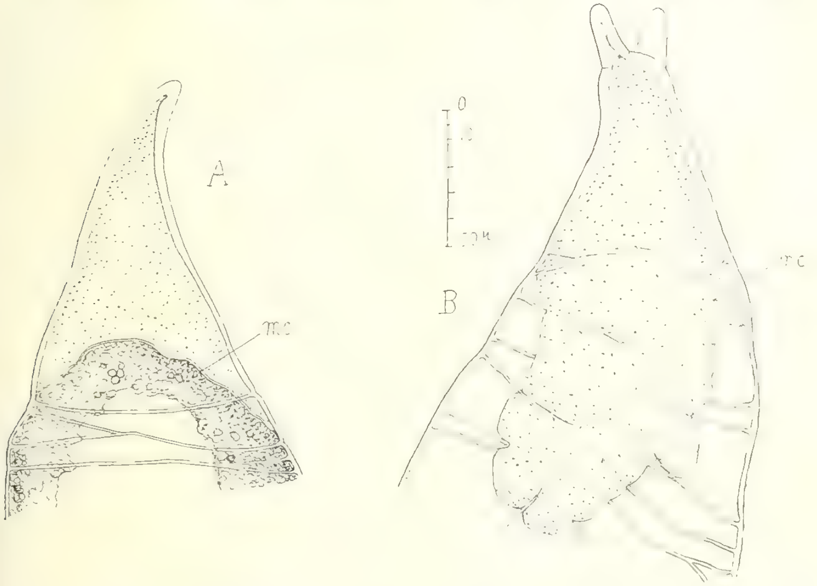


Fig. 41. — *Caulerpa hypnoides.* — Dégénérescence de l'extrémité apicale des ramules en écailles. En B, la dégénérescence a gagné le protoplasme au delà de la première membrane cicatricielle : *mc.*

Ce phénomène, qui peut se retrouver chez d'autres espèces de Caulerpes, n'avait pas échappé aux observateurs. On peut lire à ce sujet les lignes suivantes dans le mémoire de Mme WEBER VAN BOSSE (**2**, p. 263) : « J'ai été frappée, en examinant les filaments du *C. fastigiata*, de voir le sommet de plusieurs filaments rempli de chromatophores encore d'une intense couleur verte. Dans d'autres filaments, la couleur verte avait fait place à une nuance jaunâtre et je remarquais une cloison qui sépare le sommet du reste du filament. SUHR, dans sa révision des algues du Cap du Dr ECKLON, appelle l'attention sur un fait analogue, observé par lui chez le *C. ligulata* et il suppose que ce fait puisse avoir rapport à une formation d'organes reproducteurs. »

Étant donné l'aspect de ces taches, qui rappellent celles que l'on voit si fréquemment sur les frondes de *Caulerpa prolifera*, où elles sont de même isolées par une membrane cicatricielle, sans que l'on ait cherché à les expliquer de la même façon ; étant donné aussi le fait que l'on peut les voir s'agrandir et se prolonger vers la base de l'écaille (fig. 41, B), il semble bien qu'il s'agisse seulement d'un phénomène commun de dégénérescence, qu'il n'est pas surprenant de voir apparaître en cette région de la feuille, plus exposée aux chocs et aux ennemis de toute sorte. Peut-être aussi l'hypothèse de Suhr contient-elle sa part de vérité, mais, en tout cas, les exemples que j'avais sous les yeux portaient la marque nette d'un phénomène de cicatrisation et non de fractionnement de la plante.

§ 5. — **Vaucheriacées.**

Les phénomènes de fractionnement chez Vaucheria.

Les exemples étudiés jusqu'ici appartenaient tous à la série calloso-pectique des Siphonales : voyons maintenant ce qui se passe dans le cas d'une algue à membrane celluloso-pectique.

Mes recherches ont porté principalement sur deux espèces de *Vaucheria* (*V. sessilis et V. ornithocephala*) qui se conservent aisément en cultures pendant plusieurs mois. Elles ont été ensuite corroborées par l'examen de plusieurs échantillons conservés, soit dans l'alcool, soit à l'état sec, et dont il a été fait mention dans la première partie de ce travail.

Il peut se rencontrer sur les thalles de *Vaucheria* deux sortes de formations membraneuses aboutissant à un morcellement du contenu protoplasmique : les unes situées sur les filaments végétatifs proprement dits, les autres séparant de ces filaments les zoosporanges ou les organes reproducteurs.

1° *Fractionnement intéressant les organes végétatifs proprement dits.* — Il n'est pas rare, si l'on observe au microscope des filaments de *Vaucheria*, de voir qu'ils sont interrompus de place en place par de fines membranes perpendiculaires à l'axe du filament.

Elles sont dues, en premier lieu, à ce que le contenu protoplasmique, qui se porte toujours à la partie apicale du filament, ne s'accroît pas proportionnellement autant que la membrane qu'il allonge sans cesse. Il abandonne alors peu à peu les parties vieillies du filament, en se protégeant par de nouvelles membranes, et l'on peut fréquemment ainsi en trouver plusieurs à la suite les unes des autres, jalonnant les différentes étapes de ce déplacement (fig. 42, A).

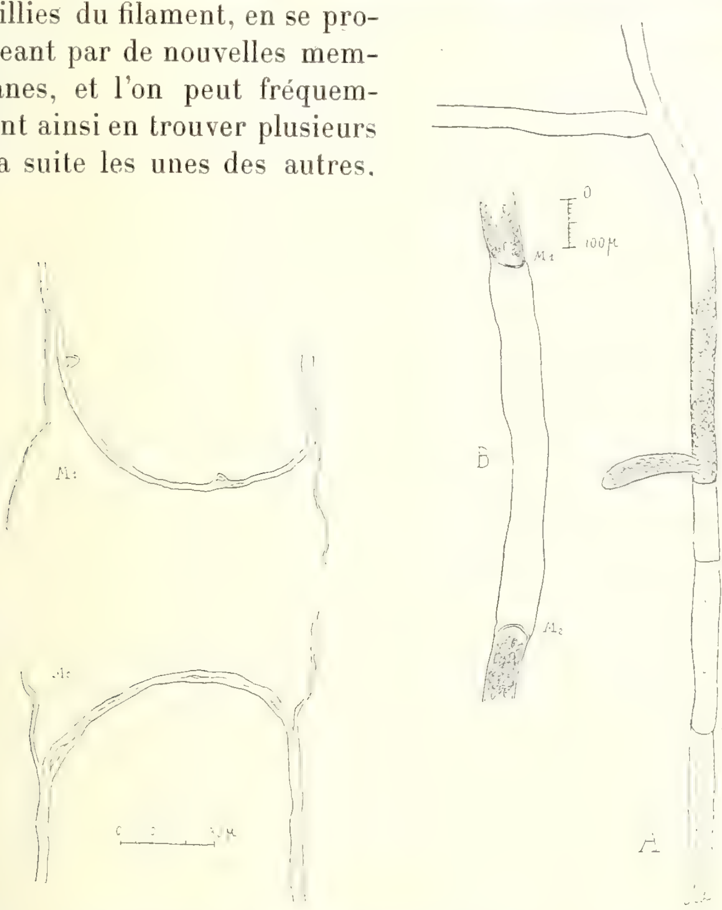


Fig. 42. — *Vaucheria sessilis.* — Membranes de cicatrisation : A, abandon successif des parties âgées par le protoplasme : B, dégénérescence de la partie médiane d'un filament ; C, insertions des membranes cicatricielles M_1, M_2.

Il peut arriver, en second lieu, qu'un traumatisme ou une dégénérescence partielle viennent à atteindre le filament dans sa portion moyenne : on assistera alors à la formation de membranes affrontées, séparées par un espace vide ou mortifié plus ou moins long (fig. 42, B. C.).

Dans tous les cas, ces formations, qui peuvent, ainsi que nous l'avons vu précédemment, devenir assez épaisses, se présentent à nous comme de petits ménisques s'appuyant par leurs bords à la membrane externe du filament et revêtant de leur face concave la fraction de protoplasme qui leur a donné naissance. Ce sont là de simples membranes cicatricielles dont la production se rattache aux phénomènes de « réduction cellulaire » étudiés par Hanstein et qui sont très analogues à celles que Van Tieghem et Mangin (**12**) ont décrites chez les Mucorinées.

Il faut toutefois remarquer, que leur formation aboutit souvent à une multiplication de la plante par fractionnement puisque, si la portion de membrane évacuée par le protoplasme vient à se rompre, chacune des deux parties isolées peut croître de son côté et donner une nouvelle plante. Elle établit donc une liaison entre ces cas de cicatrisation pure et ceux où chacun des fragments ainsi isolés se revêt d'une membrane épaisse en donnant de véritable kystes ainsi que Stahl en a décrit chez *V. geminata* et Schaarschmidt chez *V. sessilis*.

2° *Phénomènes d'occlusion à la base des zoosporanges et des organes de reproduction.* — Depuis les premières observations de Vaucher, de Trentepohl et de Unger (**1. 2.**) la formation des zoosporanges a été maintes fois étudiée [voir not. Thuret (**1**), Strasburger (**1**), Berthold (**3**), Klebs (**3**), Ernst (**3**)]. Celle des organes sexués a été principalement suivie par Pringsheim (**1**), De Bary, Solms-Laubach, Woronine (**2**), Oltmans (**1**), Davis (**1**) et Heidinger.

On sait à quels phénomènes particuliers donne lieu, tant pour la formation des zoospores que pour celle des oosphères et de la cellule mère des anthérozoïdes, la fragmentation des masses protoplasmiques, et comment une membrane apparaît brusquement entre elles, après oblitération de la zone hyaline qui les séparait tout d'abord. Mais, au point de vue de la structure propre de cette membrane, nous ne possédons que peu de données.

Faut-il se borner à voir là une simple « cloison » homogène, ainsi que le font la plupart des auteurs? Doit-on penser qu'elle est donnée seulement par le protoplasme du filament axial, ainsi qu'il a paru à Oltmanns (*l. c.*), sans qu'il en eût acquis la certitude absolue, dans le cas de la formation des organes de *V. clavata* et *V. fluitans*; ou faut-il la considérer comme formée par la juxtaposition de deux lamelles, ainsi que Ernst (**3**) l'a montré dans les zoosporanges de *V. piloboloides*? Mes observations s'accordent avec la dernière de ces manières de voir.

a) *Zoosporanges*. — Il suffit, pour se rendre compte de cette double formation de la membrane séparatrice, de laisser macérer dans l'eau de Javel pendant quelques minutes des zoosporanges non encore tout à fait mûrs. On voit alors distinctement, même sans les colorer, les deux lamelles (*l*, *l′*, fig. 43) qui laissent à leur point de raccord avec la membrane primitive un méat circulaire.

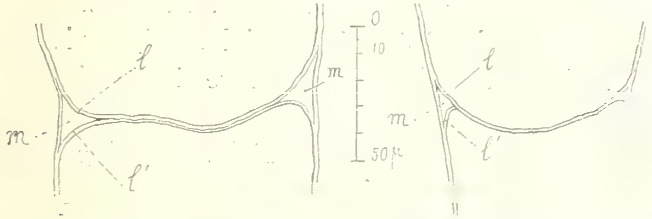


Fig. 43. — *Vaucheria sessilis*. — La structure double de la membrane limitant les zoosporanges est mise en évidence par le méat circulaire *m*, que laissent entre elles les deux lamelles *l*, *l′*, après un court passage dans l'eau de Javel.

On pouvait m'objecter que c'était là un résultat artificiel; que les deux lamelles constituaient des couches ultérieures d'accroissement; que la membrane initiale pouvait être formée d'une cloison unique formée de matières pectiques, comme c'est le cas dans les cloisons des plantes supérieures, et que cette cloison primitive avait pu être altérée et rendue inobservable par l'action de l'hypochlorite : aussi ai-je tenu à vérifier le fait sans intervention d'un réactif quelconque.

Si, après avoir suivi au microscope la formation d'une de ces membranes, on vient, quelques instants après son apparition, à exercer une légère pression sur le couvre-objet, de façon à déchirer la membrane propre du zoosporange et à en expulser partiellement le contenu au dehors, on peut, en opérant délicatement et graduellement, voir la membrane de séparation, primitivement rectiligne, se dédoubler en deux lamelles qui se décollent par les bords jusqu'à former deux ménisques opposés par leur convexité.

Ce sont bien là des membranes cellulosiques véritables, car, en fixant immédiatement la préparation par l'alcool absolu et en ajoutant une goutte d'acide iodhrydrique iodé que l'on essuie aussitôt, puis en observant à l'eau (ces lamelles jeunes sont alors devenues immédiatement liquéfiables dans la glycérine ou le chloral glycériné), on les voit nettement colorées en bleu. Nous pouvons donc remarquer accessoirement que la cellulose apparaît de très bonne heure dans ces formations. En outre, l'emploi du rouge de Ruthénium qui les colore vivement ne montre jamais, entre elles, la moindre trace d'une cloison médiane.

Leur structure, et par conséquent leur origine *double* me paraît donc clairement établie.

b) *Oogones et anthéridies.* — Il en est de même dans le cas des oogones et des anthéridies, où l'on peut, bien que plus malaisément, réaliser la même expérience (fig. 44). Le fait peut même s'y produire naturellement (1) et il m'est arrivé de trouver à la base d'une anthéridie vide de *V. sessilis*, qui semblait normalement évoluée, les deux lamelles définitivement écartées l'une de l'autre et constituées en double membrane (fig. 44).

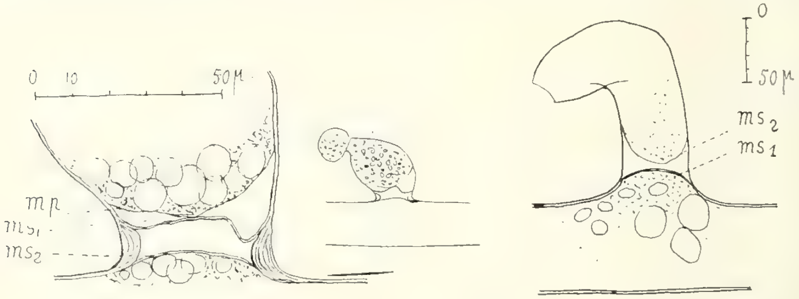


Fig. 44. — *Vaucheria sessilis.* — Structure double de la membrane isolant l'oogone et l'anthéridie : ms_1, ms_2, membranes secondaires ; *mp*, membrane protoplasmique. A gauche, préparation obtenue par écrasement ; à droite, échantillon naturel.

Cette origine double de la membrane séparatrice se reconnaît dès les premiers stades de la formation des oogones (fig. 45)

(1) Le fait est digne de remarque, car il est de nature à nous expliquer l'origine des « cellules intercalaires » décrites à la base des fructifications chez un certain nombre d'espèces de *Vaucheria* (*synandra*, *piloboloides*, etc.). Il ne serait pas étonnant que ces « cellules » fussent seulement des *méats agrandis*, dus à la fréquence plus grande du phénomène que j'ai pu observer chez *V. sessillis.*

et peut même se retrouver encore après la fécondation (fig. 46).

Conclusions. — Donc, qu'il s'agisse des zoosporanges ou des

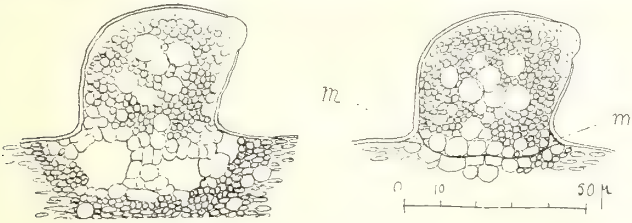


Fig. 45. — *Vaucheria sessilis.* — Premiers stades de formation de la membrane à la base d'un oogone : sa double origine est prouvée par la présence du méat, *m*.

organes reproducteurs, la membrane séparatrice est toujours due à la réunion de deux lamelles formées chacune par l'une des deux masses protoplasmiques séparées. *Nous pouvons encore considérer la formation de cette membrane comme une simple application de la loi de revêtement du protoplasme* que j'ai rappelée à propros des phénomènes de cicatrisation. Chacun des fragments de la plante, zoospore, oosphère, cellule mère des anthérozoïdes, filament porteur, se cicatrise après les phénomènes connus qui accompagnent le fractionnement.

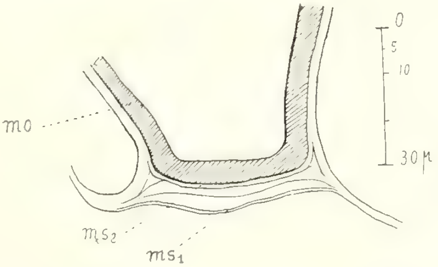


Fig. 46. — *Vaucheria sessilis.* — Insertion d'un oogone après fécondation : *mo* membrane propre de l'œuf ; ms_1, ms_2, membranes secondaires.

Les deux lamelles ainsi formées sont donc comparables à ce que j'ai appelé les *membranes secondaires* chez les précédentes Siphonales; seulement ces deux membranes se présentent comme étroitement accolées, *de façon à simuler une membrane unique.*

Ce fait est dû, en partie, à ce que le fractionnement présente ici avec les cas que nous avons suivis chez les autres Siphonales, cette grosse différence que *la membrane de la plante mère n'y prend aucune part.*

En effet, il n'a jamais été signalé chez *Vaucheria* le moindre gonflement de la membrane primitive au moment de l'occlusion des zoosporanges. En ce qui concerne la formation des oogones Solms-Laubach avait décrit chez *Woroninia dichotoma* (*V. dichotoma*) des phénomènes qui semblaient déceler, avant la formation de la membrane d'occlusion, un gonflement sinon une gélification de la membrane primitive; mais Heidinger a montré ensuite qu'il s'agissait seulement d'un simple décollement et d'une déchirure des couches les plus externes de cette membrane, dus à la croissance exceptionnellement rapide du rameau destiné à donner l'oogone.

Il faut cependant signaler que l'on peut quelquefois remarquer à la base des oogones de *Vaucheria sessilis* un léger gonflement de la membrane primitive (fig. 46). Est-il dû aux phénomènes que signale Heidinger, ou ne faut-il pas y voir plutôt comme une réminiscence de ce qui a lieu chez les autres Siphonales? Les considérations systématiques que nous développerons prochainement tendraient à nous faire pencher vers cette deuxième hypothèse.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES DE LA SECONDE PARTIE

De l'examen et de la comparaison des résultats que nous a fournis l'étude de ces diverses espèces de Siphonales, on peut retenir les quelques données suivantes :

1º Le morcellement du thalle peut résulter, chez les Siphonales, soit de la seule dégénérescence de la plante mère, soit d'une séparation préalable des masses protoplasmiques, suivie de la formation d'une membrane d'*origine double* (*Bryopsis*, *Pseudobryopsis*, *Derbesia*, *Codium*, *Vaucheria*) dont l'apparition peut être considérée comme un cas particulier du *principe de revêtement du protoplasme*, mis en lumière par Van Tieghem chez les Mucorinées.

2º Il est donc très différent, au point de vue anatomique, du *cloisonnement* tel qu'il a été signalé jusqu'ici chez les autres algues vertes, où il aboutit à la formation d'une membrane d'abord *simple* et qui, ainsi que le fait remarquer Strasburger (1) dans le cas de *Cladophora*, « ne peut être par aucun procédé séparée en deux lamelles » et ne saurait être considérée

« comme un étranglement de quelque sorte que ce soit » (*l. c.*, p. 203).

3º Au point de vue physiologique, il respecte le plus souvent la structure *continue* de la plante en aboutissant à la formation d'individus nouveaux. Cependant les genres *Codium* et peut-être *Pseudobryopsis* peuvent, dans certains cas, présenter une organisation qui rappelle celle des Siphonocladiales.

4º Dans le groupe de Siphonales où la *callose*, associée aux composés pectiques, peut être considérée comme une substance fondamentale de la membrane, ces phénomènes sont le plus souvent accompagnés d'un *épaississement ou d'une gélification de la membrane primitive* au point où se produit la séparation des protoplasmes. Cet épaississement et cette gélification manquent chez les algues à membrane purement celluloso-pectique.

5º L'étude du mécanisme même de cette gélification nous a montré qu'il existait de grandes analogies dans la façon dont s'effectue le morcellement du thalle pour les genres *Bryopsis*, *Derbesia* et *Codium*.

6º Enfin, nous avons eu l'occasion de voir que les membranes cicatricielles qui simulent des cloisons sur les filaments de *Vaucheria* sont anatomiquement et physiologiquement comparables à celles que l'on rencontre chez les *Mucoracées*. D'autre part, les épaississements de la membrane, qui sont si fréquents dans le groupe des Siphonales à membrane callosique, ne sont pas sans nous rappeler les boutons et les bouchons de callose que Mangin (**6**) a décrits chez les *Péronosporacées*. C'est là un mode de morcellement de la plante un peu analogue, bien qu'il se présente chez les Siphonales avec plus de régularité dans les formes, et surtout plus de complexité.

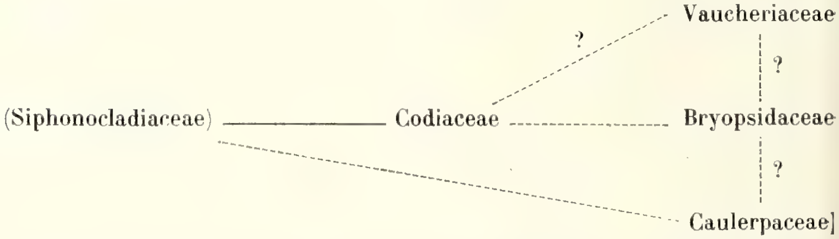
Si l'on se rappelle que la callose entre dans la composition de toute la membrane des *Péronosporacées*, tandis qu'elle n'apparaît que localement chez les *Mucoracées*, dont la membrane est cellulosique ou chitineuse, on s'aperçoit que, *sans qu'il y ait identité, il existe cependant un certain parallélisme dans les formations qui accompagnent le morcellement du thalle chez les Algues et chez les Champignons à structure continue, selon que la callose entre ou non, à titre fondamental, dans la composition de leur membrane*

TROISIÈME PARTIE

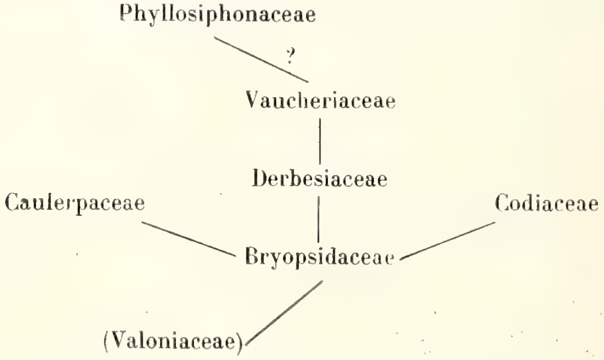
REMARQUES SUR LA SIGNIFICATION DES RÉSULTATS OBTENUS AU POINT DE VUE DE LA CLASSIFICATION DES SIPHONALES.

Il suffit de jeter les yeux sur le tableau résumant les affinités des diverses familles de Siphonales, publié en 1905 par un algologue des plus érudits, Oltmanns (2) pour voir quelles incertitudes subsistent encore à ce sujet (v. T. II).

Tableau II.


Vaucheriaceae
?
?
(Siphonocladiaceae)
Codiaceae
Bryopsidaceae
?
Caulerpaceae]

Liaisons entre les principales familles de Siphonales d'après Oltmanns, 1905. (L'auteur rapproche, dans le corps même du traité, les Derbésiacées des Bryopsidacées, mais en faisant toutes réserves.)


Phyllosiphonaceae
?
Vaucheriaceae
Derbesiaceae
Caulerpaceae
Codiaceae
Bryopsidaceae
(Valoniaceae)

Liaisons entre les principales familles de Siphonales d'après Wille, 1911.

Wille semble à première vue plus affirmatif si l'on considère le tableau qui précède son traité général des algues vertes dans le supplément de 1911 des *Pflanzen-Familien d'Engler et Prantl* (v. T. II). Cependant, en lisant les considérations systématiques dont il fait suivre l'étude de chaque famille, on se rend bien compte de ce que l'auteur n'entend donner là que la représentation schématique d'un ensemble de probabilités.

D'autre part Bohlin, se basant, comme on le sait, sur la morphologie des éléments reproducteurs mobiles, rejette complètement les *Vaucheria* de la série des Siphonales pour les placer avec *Botrydium* et *Phyllosiphon* dans le groupe tout différent des *Heterocontae* (V. Blackmann et Tansley). Si l'on songe que cette manière de voir repose sur un caractère que bien des botanistes se sont accordés jusqu'ici à regarder comme essentiel, il faut convenir que la question des rapports que présentent entre elles les différentes Siphonales est encore loin d'être définitivement tranchée. Je ne tenterai pas, après cette brève étude, de résoudre un problème au sujet duquel tant de spécialistes éminents ont envisagé des solutions si différentes. Je me bornerai à me demander si les recherches qui précèdent ne sont pas susceptibles d'apporter à ce point de vue quelques données nouvelles.

L'examen anatomique des phénomènes de fractionnement et de cloisonnement nous a montré qu'il existait entre *Bryopsis*, *Derbesia* et *Codium* certaines analogies qui concordaient avec l'identité de composition chimique de leur membrane, tandis que les *Vaucheria*, qui s'écartent du groupe précédent sous le rapport du premier de ces caractères, s'en éloignent également en ce qui a trait au second. Mais pouvons-nous aller plus loin et se manifeste-t-il, pour le groupe considéré, une liaison entre la nature chimique de la membrane et l'ensemble des autres affinités systématiques ?

I. — Un certain nombre de faits tendraient à le prouver :

1° Nous avons vu, dans la première partie de ce travail, que l'on pouvait d'abord distinguer chez les Siphonales deux types assez différents de constitution chimique de la membrane (v. T. I). Dans le premier, comprenant les Caulerpacées, les Bryopsidacées, les Derbesiacées, les Codiacées et le genre *Dichotomosiphon*, la *callose* figure (à part quelques exceptions que nous examinerons ensuite comme constituant fondamental, à côté des composés pectiques; dans le second, comprenant les genres *Phyllosiphon* et *Vaucheria*, les composés pectiques sont associés, non plus à la callose, mais à la *cellulose*.

Or, pour ce qui est du genre *Vaucheria*, la disposition filamenteuse étalée du thalle, l'absence complète des étranglements et des épaississements de la membrane que l'on rencontre si fréquemment chez les autres Siphonales, le procédé très simple par lequel s'effectue le fractionnement de la plante, la présence d'huile et non d'amidon comme produit d'assimilation, enfin son mode de reproduction, soit par zoospores multiciliées, soit par fécondation de gamètes femelles immobiles, le mettent très à part dans l'ensemble de ce groupe. Sans aller, comme l'école de Bohlin, jusqu'à en faire le représentant d'une famille tout à fait indépendante des autres Siphonales, la plupart des botanistes s'accordent néanmoins à l'en considérer comme assez éloigné.

En ce qui concerne *Phyllosiphon*, les différences sont encore plus marquées, et bien que l'on tende en général à voir en lui un *Vaucheria* dégénéré, son mode de vie parasitaire, l'absence de tout cloisonnement sur son thalle, et sa reproduction par spores multiples, l'éloignent même de ce dernier genre.

D'un autre côté, les familles de la première série présentent un ensemble de caractères qui les rapprochent entre elles plutôt que des Vauchériacées ; aussi sont-elles toujours groupées, de façon différente quelquefois, mais dans le voisinage les unes des autres, par les divers classificateurs. Exception faite des organes reproducteurs, les Bryopsidacées offrent, comme nous l'avons dit déjà, bien des points communs avec les Derbesiacées. L'existence de trabécules internes signalée chez certains *Bryopsis* crée un lien entre ce genre et *Caulerpa*. Les phénomènes de reproduction sont en outre très comparables chez *Bryopsis* et *Codium*.

La première distinction que nous avons été amenés à faire chez les Siphonales, en nous basant exclusivement sur les caractéristiques chimiques de la membrane, correspond donc bien (exception faite du genre *Dichotomosiphon*, sur lequel nous reviendrons plus loin) à des différences essentielles qu'avait déjà mises en lumière l'étude des autres caractères morphologiques de ces algues, donc à une division naturelle du groupe considéré.

2° Nous avons vu, en outre, qu'en ce qui concerne la série calloso-pectique, il y avait lieu de considérer deux variétés de constitution chimique de la membrane ; selon que la cellulose y pouvait être décelée en petite quantité ou non. L'une se rencontre chez les Bryopsidacées, les Derbesiacées et les Codiacées, l'autre chez les Caulerpacées et les Udotées.

En ce qui concerne la dernière, rien ne nous autorise à rapprocher les Caulerpacées des Udotées plutôt que du reste des Siphonales; mais en ce qui a trait à la première, outre les caractères communs rappelés à l'instant, l'étude des phénomènes de fractionnement nous a montré qu'il existait à ce point de vue, entre les Bryopsidacées, les Derbesiacées et les Codiacées, des analogies qui révèlent entre ces familles une certaine parenté.

Il semble donc que l'on puisse conclure *qu'à des groupes voisins correspond une membrane d'une nature chimique analogue*, sans que la réciproque soit forcément vraie puisque, comme je le disais plus haut, il n'y a aucune raison de penser que les Caulerpes soient plus voisines des Udotées que les autres Siphonales.

. II. — Cependant, même énoncé sous cette forme, ce principe comporte un certain nombre d'exceptions, si l'on s'en tient aux cadres actuels de la classification, et l'on peut voir, en se reportant au tableau I, que des espèces considérées comme voisines accusent de notables différences dans la constitution chimique de leur membrane.

Nous allons maintenant examiner et discuter ces cas aberrants.

1° Quelquefois des différences se manifestent entre espèces d'un même genre. Ce seraient certainement les plus graves et elles infirmeraient complètement la valeur systématique du caractère considéré si elles altéraient entièrement les caractéristiques fondamentales de la membrane. Mais, dans le cas des échantillons examinés tout au moins, il n'en est rien.

Les divergences de cet ordre les plus considérables se sont manifestées chez *Derbesia tenuissima* et *Codium tomentosum* : la callose y est moins facilement mise en évidence que respectivement chez *D. Lamourouxii* et *C. Bursa.* Elle ne s'y montre pas en grande quantité, mais elle y existe néanmoins. Il est à noter qu'elle est encore abondante dans les régions épaissies de la membrane et notamment au niveau des bourrelets qui jouent le rôle que nous savons dans les phénomènes de fractionnement. De plus, la membrane de ces algues ne cesse point d'être comparable à celle des espèces voisines par les autres caractères, qui sont l'abondance des composés pectiques et la présence de la cellulose en faible quantité. Nous pouvons donc toujours saisir les analogies qui se manifestent entre la nature de cette membrane et le type de constitution que nous avons considéré, vu sa fréquence plus grande, comme caractéristique du groupe, et la diminution de la proportion de callose ne nous apparaît que comme une variation telle qu'en peut manifester tout caractère morphologique, quel qu'il soit.

C'est cependant une indication que l'on doit retenir et qui nous montre que, *sans pouvoir être modifiée dans son allure générale, la constitution chimique de la membrane n'est pas un caractère absolument fixe pour des espèces même très voisines de Siphonales.* Il ne faudra donc pas, dans l'examen de la membrane d'un échantillon, se baser sur la présence ou l'absence d'un seul des constituants pour la rattacher à un type déterminé, mais sur la détermination de tous ses constituants fondamentaux.

2° Envisageons maintenant les cas où, dans une famille donnée, la composition de la membrane présente des divergences qui vont jusqu'à en modifier les caractéristiques fondamentales, ainsi que nous l'avons vu pour *Dichotomosiphon*, *Pseudocodium* et *Pseudobryopsis.*

Remarquons tout d'abord que des différences de cet ordre ne se présentent plus à nous entre les différentes espèces d'un même genre, mais entre les différents genres d'une même famille, ce qui déjà diminue leur importance : puisque le groupement des genres en familles est chose sensiblement plus arbitraire et plus discutable que le groupement des espèces en genres.

a) *Dichotomosiphon.* — Le genre *Dichotomosiphon* a été depuis longtemps (Kützing. Tab. Phyc.) rapproché du genre *Vaucheria*, avec lequel il a même été confondu jusqu'à la publication, relativement récente, du mémoire de Ernst (1). Il s'en rapproche beaucoup, à première vue, par son mode de reproduction.

Mais il présente avec ce genre des différences considérables qui, entrevues déjà par Walz et différents auteurs, ont été clairement mises en évidence par Ernst. Les principales sont :

1° Le mode de végétation dressée et autonome des thalles qui ne forment jamais de coussinets comme chez *Vaucheria.*

2° Leur ramification di ou polychotomique vraie, c'est-à-dire se manifestant à l'extrémité apicale même du filament et non latéralement à cette extrémité, ainsi que cela a lieu chez *Vaucheria.*

3° La présence de ces étranglements et épaississements de la membrane, si fréquents chez les *Codiacées* et absents chez *Vaucheria.*

4° L'accumulation, comme produit d'assimilation, d'amidon et non de substances huileuses, comme chez *Vaucheria.*

5° L'existence de mouvements protoplasmiques analogues à ceux que l'on rencontre chez *Derbesia*, *Udotea*, *Caulerpa* et qui ne se produisent point chez *Vaucheria.*

La plupart de ces caractères, qui éloignent le genre *Dichotomosiphon* du genre *Vaucheria*, le rapprochent au contraire, ainsi que le fait remarquer l'auteur, du groupe des *Udotées* et présentent de remarquables analogies avec les premiers stades d'évolution de *Flabellaria minima* Gepp (*Udotea minima* Ernst).

Or l'analyse de la membrane (v. Tab. I) nous a montré précisément qu'*elle était très différente de celle de Vaucheria et possédait au contraire les mêmes caractéristiques que celle des Udotées*. N'est-il pas intéressant de voir ce caractère corroborer les précédents et ne sommes-nous pas portés à voir dans ce fait, plutôt qu'une dérogation au principe que j'exprimais plus haut, un argument de nature à le confirmer ?

On serait donc tenté, comme l'était Ernst, bien qu'il n'ait émis cette opinion que sous réserves (1), de rattacher le genre *Dichotomosiphon* à la sous-famille des Udotées. Mais, d'un autre côté, les grandes analogies qui se manifestent entre les organes reproducteurs et leur mode de formation (2) chez cette algue et chez les Vaucheriacées permettent difficilement de l'en écarter totalement. Je crois qu'il ne serait pas éloigné de la vérité de voir dans ce genre une forme de transition entre les deux groupes extrêmes considérés et de conclure, de l'examen de ces caractères, *qu'il établit la liaison des Vaucheriacées avec l'ensemble des autres Siphonales par l'intermédiaire des Udotées.*

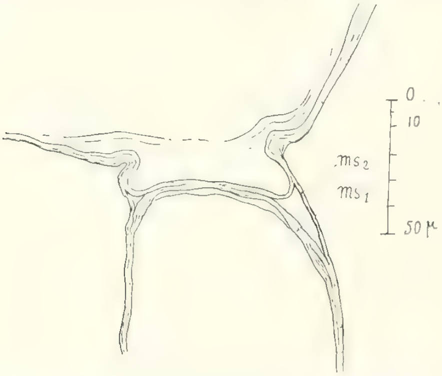


Fig. 47. — *Dichotomosiphon tuberosus.* — Structure double de la membrane à la base d'un oogone.

Cette manière de voir n'est pas conforme à celle de Wille (v. T. II) ; mais, à la vérité, c'est en vain que l'on chercherait entre les *Derbesiacées* et les *Vaucheriacées* un seul caractère les rapprochant autant que ceux que nous avons énumérés plus haut rapprochent d'une part *Vaucheria* de *Dichotomosiphon* et, d'autre part, ce dernier genre des Udotées.

b) *Pseudocodium.* — La présence, chez cette algue, connue seulement à l'état végétatif, d'une zone corticale de filaments renflés assez analogue à celle qui caractérise les *Codium*, explique que l'on soit tout d'abord porté à la rapprocher de ce dernier genre. Nous avons vu cependant (v. Tab. I.) que la composition de sa membrane rappelait plutôt celle des Udotées.

---

(1) Se reporter à la classification des Siphonales dont cet auteur fait suivre la IIe partie des *Siphoneen-studien* et dans laquelle le genre *Dichotomosiphon* est rangé parmi les *Udotées*, mais avec un point d'interrogation.

(2) L'examen de la membrane limitant les organes sur deux échantillons provenant de l'herbier du Muséum m'a permis de mettre en évidence leur *double formation* (fig. 47), sans que j'aie jamais pu déceler la moindre trace de gélification de la membrane primitive à ce niveau. Le fractionnement des protoplasmes s'effectue donc ici d'une façon qui rappelle celle que nous avons étudiée chez *Vaucheria.*

Or M^{me} WEBER VAN BOSSE (1), en décrivant le nouveau genre, a eu soin d'attirer l'attention sur le fait que *Pseudocodium* rappelle plutôt, par sa croissance *apicale* et la structure de sa zone médullaire, les Udotées que les Codiées. Elle ajoute expressément (*l. c.*, p. 209) : « Des coupes pratiquées dans la fronde..... et indiquèrent clairement que *Pseudocodium est, en fait, beaucoup plus étroitement apparenté à* Halimeda *qu'à* Codium quoique l'incrustation calcaire et les articulations en forme de coins, caractères qui distinguent tous deux le genre *Halimeda* des autres Codiacées, manquent ici. »

Voici donc, encore une fois, les analogies et les différences de nature chimique de la membrane doublées d'analogies et de différences de nature anatomique d'un autre ordre. On pourrait en conclure que nous sommes également, ici, en présence d'un cas de transition et que les Codiacées se rattachent aux Udotées par l'intermédiaire de *Pseudocodium*. Mais cette hypothèse nécessiterait qu'on admît que les éléments corticaux, d'abord soudés (*Pseudocodium*), sont ensuite redevenus libres (*Codium*) et, de plus, que les épaississements annulaires, fréquents chez les Udotées, aient disparu pour ensuite réapparaître.

Il me paraît plus simple et plus conforme à la réalité de considérer *Pseudocodium comme une Udotée vraie*, n'ayant d'autres rapports avec *Codium* qu'une certaine analogie dans la disposition de ses éléments corticaux, étant donné surtout que cette analogie est encore plus nette avec les éléments corticaux soudés, eux aussi, que l'on rencontre chez *Halimeda*.

c) *Pseudobryopsis*. — Nous avons vu que, dans ce genre encore, la membrane était par sa nature plus voisine de celles des Udotées que de celle de *Bryopsis*. Je n'ai trouvé ici, dans la littérature, aucune observation qui vînt confirmer cette donnée, et l'on doit reconnaître que les autres caractères du genre le rapprochent certainement beaucoup de *Bryopsis*.

Cependant, nous avons pu remarquer que le fractionnement des organes végétatifs n'y revêtait point, comme chez cette dernière Siphonale, le caractère de l'avortement d'un sporange, mais était le résultat de l'épaississement normal et continu de la membrane à la base du rameau. C'est là un fait qui mettrait *Pseudosbryopsis* à mi-chemin des Udotées et de *Bryopsis*;

surtout si l'on songe à la théorie, admise aujourd'hui par un grand nombre de botanistes, d'après laquelle les Siphonales seraient des Siphonocladiales ayant perdu progressivement la faculté de se cloisonner.

Mais ce n'est pas ici le lieu de solutionner cette question, et le fait ne saurait avoir pour nous que la valeur d'une indication.

Conclusions. — En résumé, et sauf dans le cas de *Pseudobryopsis myura*, nous avons toujours pu constater une liaison entre la composition chimique de la membrane et les autres affinités systématiques chez les Siphonales.

Ce caractère est donc de nature à venir en aide au botaniste classificateur, *à la double condition toutefois que l'analyse de la membrane porte*, ainsi que nous l'avons déjà dit, *sur l'ensemble de ses constituants et que ses résultats ne soient pas utilisés indépendamment des autres données que fournit l'étude anatomique et physiologique des algues considérées.*

En ce qui concerne plus particulièrement les échantillons que j'ai eu l'occasion d'examiner, cette méthode m'a conduit à penser :

1° Qu'il existait entre les Bryopsidacées, les Derbesiacées et et les Codiées une parenté plus étroite qu'avec aucune autre famille de Siphonales.

2° Que le genre *Dichotomosiphon* établissait une liaison entre les *Vaucheria* et les *Udotées.*

3° Que le genre *Pseudocodium* devait être considéré comme plus voisin des *Udotées* que des *Codiées.*

4° Enfin, que le genre *Pseudobryopsis* marquait peut-être un terme de passage entre les Udotées et le genre *Bryopsis.*

Ce sont les conclusions que j'ai essayé de rendre sous une forme schématique dans le tableau III (v. p. 259) ; en me bornant à y noter les rapports que l'on peut relever entre les genres *actuels* de Siphonales, probablement très évolués dans des directions très différentes, et *sans chercher à établir aucune filiation phylogénétique.*

Il serait bien tentant cependant, étant données les relations qui se manifestent entre tous ces genres et les Udotées, de chercher à la base de ce groupe l'origine commune des Siphonales.

Mais il serait prématuré de donner une telle conclusion sans avoir fait au préalable une étude détaillée de *toutes* les espèces intéressées, et je laisserai, sur cette question comme sur celle de la parenté entre Siphonales et Siphonocladiales, le soin de se prononcer à des voix plus autorisées que la mienne.

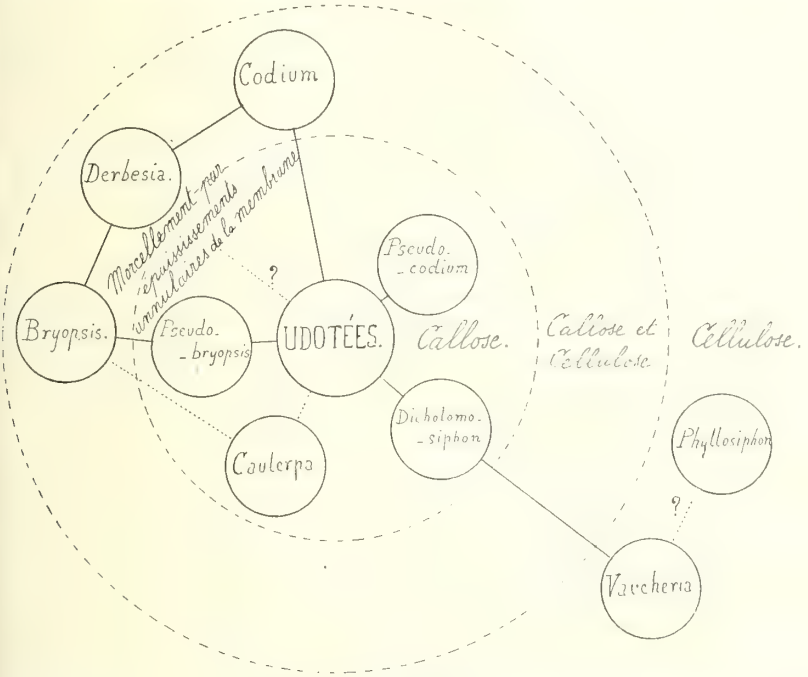

Codium
Derbesia.
Morcellement par épaississements annulaires de la membrane
?
Pseudo-codium
Bryopsis.
Pseudo-bryopsis
UDOTÉES.
Callose.
Callose et Cellulose
Cellulose.
Dichotomo-siphon
Phyllosiphon
Caulerpa
?
Vaucheria

TABLEAU III. — Rapports entre les principaux genres *actuels* de Siphonales, en tenant compte de la composition chimique de la membrane et des phénomènes de morcellement du thalle.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les conclusions qui se dégagent de ces différentes séries de recherches ont été exprimées en détail à la suite de l'exposé de chacune d'elles (v. p. 174, 190, 248 et 258). On me permettra de rappeler ici, en les résumant, les principaux résultats obtenus :

I. En ce qui concerne la composition chimique de la membrane :

On peut distinguer dans le groupe des Siphonales trois types de membranes différents :

1° Membrane formée principalement de *callose intimement associée aux composés pectiques, sans trace appréciable de cellulose* (Ex. *Caulerpa*).

2° Membrane formée principalement de *callose associée aux composés pectiques, mais avec présence de la cellulose en très faible proportion* (Ex. *Bryopsis*).

3° Membrane formée de *cellulose associée aux composés pectiques avec absence de la callose* (Ex. *Vaucheria*).

II. En ce qui concerne le morcellement du contenu protoplasmique :

1° Le phénomène respecte le plus souvent la structure continue qui est la caractéristique du groupe et aboutit au *fractionnement* de l'algue en plusieurs individus nouveaux ; mais il peut, dans certains cas, se rapprocher, au point de vue physiologique, d'un véritable *cloisonnement* (*Codium*).

2° Au point de vue anatomique, il nous apparaît toujours comme très différent du cloisonnement, tel qu'il a été décrit chez les Végétaux à cellules uni ou pluri-nucléées, et les formations membraneuses qui en résultent peuvent, dans une certaine mesure, s'interpréter comme des productions *cicatricielles*.

3° Il s'accompagne le plus souvent, dans les groupes de Siphonales où la callose figure comme substance fondamentale de la membrane, d'un *épaississement ou d'une gélification de la membrane primitive de la plante mère* ; cet épaississement ou cette gélification manquent dans les algues à membrane purement celluloso-pectique.

4° Enfin j'ai déjà attiré l'attention sur les remarquables analogies que présente le mécanisme de ce morcellement dans les genres *Bryopsis*, *Derbesia* et *Codium*.

III. Au point de vue systématique :

La composition chimique de la membrane, bien que susceptible de variations légères, n'en demeure pas moins comparable dans son ensemble, pour des espèces voisines : ce caractère peut donc être pris en considération et rendre des services dans l'étude de la classification du groupe. (Se reporter aux conclusions du chapitre précédent.)

INDEX ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS CITÉS (1).

Agardh (J.-G.). — *Algae maris Medit. et Adriatici.* Paris, 1842.

Arcangeli. — *Su alcune alghe del gruppo della Celoblastee.* Nuov. Giorn. bot. ital., VI, 1874.

Berthold. — [**1**] *Zur Kenntniss der Siphoneen und Bangiaceen.* Mitteil. aus. d. zoolog. Station z. Neapel. Bd. II, Heft. 1, 1880. — [**2**] V. *Siphonales* dans Oltmanns. *Morph. u. Biol. d. Algen.* — [**3**] Studien über Protoplasma-mechanik. Leipzig, 1886.

Blackmann (F.). — *The primitive algae and the Flagellata.* An account of modern work bearing on the evolution of the algae. Ann. of Bot., vol. XIV, n° 56, 1900.

Blackmann et Tansley. — *A revision of the classification of the green algae.* Londres, 1903.

Correns (C.). — *Uber die membran von Caulerpa.* Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XII, Heft. 10, 1894.

Cramer (C.). — *Uber das Verhalten des Kupferoxyd-ammoniaks*, etc. Viertel jahrschrift. d. Naturf. Ges. in Zürich, 3, 1858.

Czapeck (F.). — [**1**] *Uber die sogenannten Ligninreaction der Holzer.* Hoppe Seyler. Z. f. Ph. Ch., t. XXVIII, 1899. — [**2**] Actes du Congrès intern. de Bot., 1900, p. 14. *Sur quelques substances aromatiques*, etc.

Davis (B.-M.). — [**1**] *Oogenesis in Vaucheria.* Bot. gaz., 38, 1904. — [**2**] *Spore formation in Derbesia*, Ann. of Bot., vol. XXII, 1908.

De Bary (A.) — *Uber der geschlechtlichen Zeugungsprozesz bei den Algen.* Ber. üb. d. Verhandl. d. Ges. z. Beförd. d. Naturwiss. z. Freiburg, 2, p. 215, 1856.

Derbès et Solier. — *Mémoire sur quelques points de la physiologie des algues* (Suppl. C. R., Paris, 1856).

De Toni (J.-B.). — *Sylloge algarum.* Vol. I, Padoue, 1889.

Devaux. — *Sur les réactifs colorants des substances pectiques et fixation des métaux par les parois cellulaires.* Actes Soc. Linn. Bordeaux, 1901 (3 notes : févr., mars, avril).

Ernst (A.). — [**1**] *Siphoneen Studien*, I, Beihefte. z. Bot. Centr., XIII, p. 115, 1902. — [**2**] Id. II, Id. XVI, p. 199, 1904. — [**3**] Id. III, Id. XVI, p. 367, 1904.

Famincyn (A.). [**1**] — *Note sur les Bryopsis de la côte de Monaco.* Bull. Inst. ocean, n° 200, 10 mars 1911. — [**2**] *Beitrage z. Kenntn. v. Bryopsis muscosa Lam.* Ber. deutsch. bot. Ges. XXX, p. 431, 1912.

Farlow (W.-J.) — *Marine algae of New England and adjacent coast.* Washington, 1881 (reprinted from report of U. S. fish. commission, f. 1879).

---

(1) Je n'ai fait figurer ici que les ouvrages directement cités. En ce qui concerne plus particulièrement la chimie de la membrane, on trouvera une bibliographie très complète, en même temps qu'une mise au point de la question, dans l'ouvrage de M. L. Gaucher, *Étude générale de la membrane cellulaire chez les Végétaux*, Paris, Klincksieck, 1904. Voir aussi: H. Euler, *Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie.* Braunschweig, Vieweg u. Sohn, 1908.

Frémy et Urbain. — Études chimiques sur le squelette des végétaux. *J. de Ph. et Ch.*, t. V, 1882.

Freund (H.). — *Ub. Gametenbildung bei Bryopsis.* Beih. z. Bot. Centr., Bd. XXI, Abth. I, 1907.

Gepp (A. et E.-S.). — *The Codiaceae of the Siboga Expedition, including a monograph of Flabellariae and Udoteae.* Uitk. op. zool. bot. oceanogr. en geol. gebied der Siboga Exped. Monogr. LXIII. Leyde, 1911.

Gibson et Auld. — *Codium.* Mem. on typ. British marine plants and animals. Marine Biol. Committee. Mem. IV. Liverpool, 1900.

Gilson (E.). — [1] *La cristallisation de la cellulose et la composition chimique de la membrane cell. végét.* La Cellule, t. IX, 2° f. 1893. — [2] *Recherches chimiques sur la membrane cell. des Champignons. Ibid.*, t. XI, 1° f. 1894.

Greville (R.-K.). — Algae Britannicae. Edimbourg, 1830.

Haberlandt. — Über Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Iena, 1887.

Hanstein (J.-J.). — *Reproduktion und Reduction der Vaucheriazellen.* Bot. Abhandl. aus. d. Gebiet der Morph. und. Phys. herausgegeben v. J. von Hanstein, Bd. IV, Heft. 2. Bonn, 1880.

Harvey. — *Nereis. Bor. Amer.*, III, 1857.

Hegler (R.). — *Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceenzelle.* Pringsh. Iahrb. Bd. XXXVI, 1891.

Heidinger (W.). — *Entwickelung d. Sexualorgane bei Vaucheria.* Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. XXVI, Festschrift. Berlin, 1907.

Hofmeister. — Die Rohfaser und die Formen der Cellulose. Landw. Iahrb. Bd. XVII, 1888.

Howe (Marshall A.). — [1] *Phycological studies.* I. Contrib. from New-York Bot. Garden, n° 67, 1905. — [2] Id. II, *Ibid.*, n° 72, 1905. — [3] Id. III, *Ibid.*, n° 101, 1907. — [4] Id. IV, *Ibid.*, n° 120, 1909. — [5] Id. V, *Ibid.*, n° 120, 1909.

Ilikevic (C.). — *Recherches microchimiques sur les membranes cellulaires des Champignons. Bull. Acad. Imp. Sc.* St-Pétersbourg, n° 7, 1908.

Janse (J.-M.). — [1] *Die Bewegungen des Protoplasmas von Caulerpa prolifera.* Pringsh. Iahrb. 1890, 21, p. 263. — [2] *Polarität u. Organbildung bei C. prolif.* Iahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII, Leipzig, 1906.

Kjellmann (F.-R.). — *Derbesia marina frän Norges nordkust.* Bihang. t. k. Sv. Vet. Akad. Handlingar. Bd. XXIII, afd. III, n° 5. Stockholm, 1897.

Klebs. — [1] *Beiträge z. Phys. d. Pflanzenzelle.* Ber d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. V, 1887. — [2] *Uber die Org. der Gallerte bei einigen Algen u. Flagellaten.* Tüb. Unters. t. II, 1886. — [3] Die Bedingungen der Fortplanzung bei einigen Algen und Pilzen. Iena, 1896.

Klemm (P.). — [1] *Uber Caulerpa prolifera.* Flora, 77, p. 460, 1893. — [2] *Uber die Regenerationsvorgänge bei den Siphonaceen.* Flora, Bd. LXXVIII, 1894.

Kohl (F.-G.). — *Uber die Org. und. Phys. der Cyanophyceenzelle*, etc. Iena. Fischer, 1903.

Küster. — [1] *Zur Anatomie und Biologie d. adriatischen Codiacen*, Flora, 1898. — [2] *Uber Derbesia u. Bryopsis.* Ber. d. deutsch. Bot. Ges., Bd. XVII, 1899. — [3] *Uber Vernarbungs und Prolificationserscheinungen bei Meeresalgen.* Flora, Bd. LXXXVI, p. 143, 1899.

Kützing. — [1] Uber die « Polypiers calcifères » des Lamouroux. Nordhausen, 1841. — [2] *Phycologia generalis*, 1843.

Lamouroux. — *Mémoire sur les Caulerpes, nouveau genre de la famille des algues marines*, etc., *lu le 19 avril à la première classe de l'Inst. de Fr.* Journal de Bot., 1809.

Mangin (L.). — [1] *Sur les réactifs iodés de la cellulose.* Bull. Soc. Bot. Fr.,

t. XXXV, 1888. — **[2]** *Sur la constitution de la membrane des végétaux.* C. R. CVII, 1888. — **[3]** *Sur la présence des composés pectiques dans les végétaux.* C. R., CIX, 1889. — **[4]** *Sur la substance intercellulaire.* C. R., févr. 1890. — **[5]** *Sur la callose, nouvelle subst. fondam. de la membrane.* C. R., CX, 1890. — **[6]** *Réactifs colorants des substances fondamentales de la membrane.* C. R., CXI, 1890. — **[7]** *Observations sur la membrane cellulosique.* C. R., 1891. — **[8]** *Recherches anat. sur la distrib. des composés pectiques chez les Végétaux.* Journal de Bot., 1891, 92, 93. Extrait, 1893. — **[9]** *Recherches anatomiques sur les Péronosporées.* Bull. Soc. Hist. Nat. Autun., t. VIII, 1895. — **[10]** *Sur l'emploi du rouge de Ruthénium en anatomie végétale.* C. R., 1895. — **[11]** *Sur un nouveau réactif de la cellulose. C. R.* Soc. Biol., t. IV, p. 419, 1897. — **[12]** *Observations sur la membrane des Mucorinées,* Extr. Journ. de Bot., t. XIII, 1899. — **[13]** *Observations sur les Diatomées,* Ann. sc. nat. Bot., 9^e^, s, t. VIII, 1908. — **[14]** *Nouvelles obs. sur la callose.* C. R., CLI, 1910.

Mangin (L.) et Viala (P.). — **[1]** *La phtiriose de la vigne.* Revue de Viticulture, t. XIX et XX, 1903. — **[2]** *Nouvelles recherches sur la phtiriose de la vigne. Ibid.*, 1904.

Montagne. — **[1]** *Centuries de plantes cellulaires exotiques.* Ann. sc. nat., 1842, p. 263. — **[2]** *Voyage au Pôle Sud et dans l'Océanie de l'*Astrolabe *et de la* Zélée. Paris, 1845.

Müller (K.). — *Die chemische Zusammensetzung der Zellmembranen bei verschiedenen Kryptogamen.* Zeitschr. f. phys. Chem., 1905, XLV.

Nægeli (C.). — **[1]** *Caulerpa prolifera.* Zeitschr. f. wiss. Bot. v. Schleiden u. Nægeli, I, p. 134, 1844. — **[2]** *Die neuern Algensysteme.* Zurich, 1847.

Noll (Fr.). — **[1]** *Experimentelle Unters. über das Wachstum der Zellmembran.* Abhandl. d. Senckenb. Natürf. Ges. Bd. XV, 1887. — **[2]** *Über die Funktion der Zellstoff-fasern in der Caul. prolif.* Arb. d. bot. Inst. Würzburg, III, 1888, p. 459.

Oltmanns (F.). — **[1]** *Über d. Entwickelung d. Sexualorgane bei Vaucheria.* Flora, Bd. LXXXIII. Marburg, 1897. — **[2]** *Morphologie und Biologie der Algen.* Iena, Fischer, 1904-05.

Palla. — *Beobachtungen uber Zellhautbildung an des Zellkernes beraubten Protoplasten.* Flora, 1890.

Petit. — *Réactifs colorant la cellulose avant le bois.* Act. Soc. Linn. Bordeaux, 1896.

Pringsheim (N.). — **[1]** *Uber die Befruchtung u. Keimung d. Algen.* Monatsber. d. Akad. d. Wiss. z. Berlin, 1855. — **[2]** *Uber die männlichen Pflanzen und die Schwärmsporen der Gattung Bryopsis. Ibid.* Bd. I, 1871.

Reinke (J.). — *Uber Caulerpa.* Wiss. Meeresunters. herausg. von d. Komm. z. Unt. d. d. M. in Kiel, etc, Kiel, 1899.

Sauvageau. — *Note sur l'Ectocarpus (Pilayella) fulvescens.* J. Bot., t. X, 1896.

Schaarschmidt. — *Zur Reduktion des Thallus und die Sporenbildung bei Vaucheria.* Bot. Iahresb., 10, 1, p. 314, 1884.

Schacht. — *Lehrbuch d. Anat. u. Phys., d. Gewächse,* 1856.

Schleiden (J.). — *Uber das Amyloid, eine neue Pflanzensubstanz.* Beitr. z. Bot. 1844.

Scholl (E.). — Sitzungb. k. Akad. Wiss. Wien., mai 1908.

Schulze (E.). — *Zur Chemie der pflanzlichen Zellmembranen.* Zeitschr. f. phys. Chemie. I, Bd. XIV, 1890. II, Bd. XVI, 1892. III, Bd. XIX, 1894.

Schulze et Castoro. — *Ibid.* Bd. XXXVII et XXXIX.

Solms-Laubach. — *Uber Vaucheria dichotoma.* Bot. Zeit., 1867.

Sonder (W.). — *Die Algen des tropischen Australiens,* 1871.

Stahl. — *Uber die Ruhezustande der V. geminata.* Bot. Zeit, 37, 1879.

Strasburger. — **[1]** *Zellbildung und Zelltheilung.* Dritte Aufl. Iena, 1880. —

[**2**] *Über Plasmaverbindungen pflanzenlicher Zellen.* Iahrb. f. w. Bot. XXXVI, 1901.

Thuret (G.). — [**1**] *Recherches sur les organes locomoteurs des spores des algues.* Ann. sc. nat.. Bot., série 2, 19, 1843. — [**2**] *Recherches sur les zoospores des algues.* Ann. sc. nat. Bot., série 3, 14, 1850.

Townsend (Ch.). — *Der Einfluss des Zellkernes auf die Bildung der Zellhaut.* Iahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX, 1897.

Trentepohl. — *Beobachtungen über die Fortplanzung der Ectospermen des Herrn Vaucher,* etc. Roth's botanische Bemerk. und Berichtig. Leipzig, 1807.

Tsvett. — *Note sur un nouveau réactif colorant de la callose.* C. R. CLIII, 1911.

Unger. — [**1**] *Die Metamorphose der Ectosperma clavata Vauch.* Acten d. Acad. d. Naturforscher. Wien. Vol. III, 1827. — [**2**] *Die Pflanze im Momente der Thierwerdung,* Vienne, 1843.

Vaucher. — *Histoire des Conferves d'eau douce.* Genève, 1803.

Van Tieghem. — *Nouvelles recherches sur les Mucorinées.* Ann. sc. nat. Bot., série 6, t. I, 1875.

Van Wisselingh. — *Microchemische Unters. über die Zellwände der Fungi.* Pringsh. Iahrb. f. wiss. Bot. t. XXXI, 1898.

Walz (J). — *Beitrag zur Morphol. d. Gattung Vaucheria.* Iahrb. f. wiss. Bot. VII, 1858.

Wakker (J.-H.). — *Die Neubildungen an abgeschnittenen Blättern v. Caul. prolif.* Med. d. k. Akad. van Wetens. Amsterdam, 1886.

Weber van Bosse (A). — [**1**] *On a new genus of Siphonean algae : Pseudocodium.* Journ. Linn. Soc. Bot., vol. XXXII, 1895. — [**2**] *Monographie des Caulerpes.* Ann. Buitenzorg, 15, 1898.

Wester (D.-H). — Archiv. d. Pharmacie, t. CCXLVIII, 1909.

Wille (N.). — *Chlorophyceae* in Engler and Prantl Nat. Pfl. Fam. I, Th. 1890 et Supplément, 1911.

Woronin (M.). — [**1**] *Recherches sur les algues marines Acetabularia Lamx. et Espera Dcsne.* Ann. sc. nat. Bot., série 4, t. XVI, 1862. — [**2**] *Beiträge z. Kenntniss d. Vaucherien.* Bot. Zeitg,, 1869.

Wright. — *Winter state of Bryopsis plumosa,* Quart. Journ. of. micr. soc., 19, p. 121, 1879.

RECHERCHES

SUR

L'ACHROMATIUM OXALIFERUM

Par J. VIRIEUX

L'*Achromatium oxaliferum* fut découvert par le zoologiste Schewiakoff, qui en fit, en 1893, l'objet d'un intéressant travail, où sont étudiées très soigneusement la morphologie externe, la cytologie et la microchimie de cet organisme.

Quatre ans plus tard, en 1897, Frenzel le retrouva dans le Müggelsee, et, après l'avoir appelé d'un nom nouveau, *Modderula Hartwigi*, il lui consacra une étude assez brève, limitée sans doute par le petit nombre d'exemplaires qu'il a eus à sa disposition.

En même temps qu'un auteur anonyme (E. O.), et dans le même recueil, Lauterborn, qui avait récolté les matériaux utilisés par Schewiakoff montra l'identité de *Modderula* et d'*Achromatium*.

Plus récemment enfin, West et Griffiths ont étudié un organisme qui semble fort rapproché, l'ont nommé *Hillhousia mirabilis* et le considèrent comme un nouveau type de bactéries sulfureuses.

Dans une note préliminaire, nous avons brièvement fait connaître les résultats des recherches que nous poursuivions quand nous eûmes connaissance du travail de West et Griffiths et nous y avons annoncé certains faits en désaccord complet avec ces derniers auteurs.

Tout récemment enfin (janv. 1913) West et Griffiths ont publié un nouveau travail sur les *Hillhousia*, où leurs conclusions antérieures sont fortement modifiées, comme nous le verrons dans la suite.

Ici nous allons exposer en détail ce que nous avons pu obtenir, en indiquant au passage les rapports existant entre nos conclusions et celles de nos devanciers (1).

⁂

Aspect extérieur. — Tel qu'on peut très facilement l'observer dans les vases des lacs du Jura, où il se rencontre abondamment, l'*Achromatium* se présente sous la forme d'une cellule ovoïde, ou ovoïde cylindrique, douée d'un mouvement lent, ondulant et tournoyant légèrement ; sa couleur est foncée, en raison de son contenu très réfringent; mais sur un fond obscur il apparaît d'un blanc crayeux (fig. 1-5).

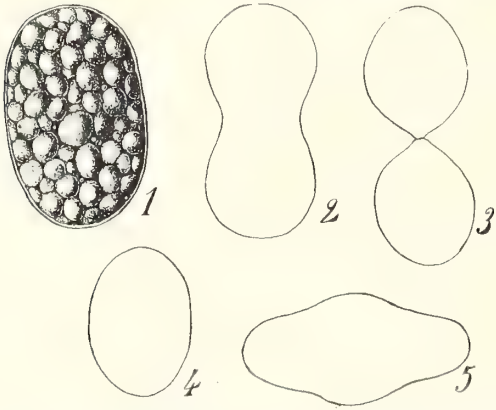


Fig. 1-5. — Achromatium vivants ; aspect des cellules : 1, avec son contenu ; 2-4, division ; 5, forme spéciale du lac Maclu.

La taille est fort variable, les jeunes formes ne mesurent qu'une dizaine de μ de long, alors que d'autres individus atteignent une longueur de 95 μ. En moyenne, les dimensions varient entre 20 et 60 μ. de long, sur 10-36 μ de large. Il faut, en outre, remarquer que, selon les localités, certains types prédominent. Ainsi dans les lacs tourbeux (p. ex : les Mortes, le Ratay, etc.) on trouve d'énormes individus, alors que dans d'autres lacs (Saint-Point, Ilay) les plus gros spécimens ne dépassent pas 50 μ.

Voici les mesures que donnent les auteurs :

Sch. : 15-43 × 9-22 μ.
Frenzel : 9-50 × 6-33 μ.
W. & G. (1) : 40-86 × 20-33 μ.
W. et G. (2) : *id.* et 14-36 × 11-18 μ.

---

(1) Pour plus de brièveté dans la suite de cet exposé, nous désignerons seulement par leurs initiales les auteurs précités, dont le nom reviendra souvent. Sch. : Schewiakoff ; W. & G. West et Griffiths : = 1909 et W. et G. (2) = 1913.

Bien qu'assez dissemblables, elles ne sortent pas des limites de variation de l'espèce.

Quand un individu a atteint une certaine dimension, il se divise, selon le type absolument schématique de la scissiparité : la cellule, devenue cylindrique, s'étire en son milieu, il ne reste bientôt plus qu'un isthme étroit. Les deux cellules filles se séparent alors, emportant chacune à un pôle une petite protubérance qui disparaît bientôt (fig. 2-3).

Dans une réunion d'*Achromatium*, on trouve tous les stades de division, ce qui permet de supposer que le processus est assez lent. W. et G. donnent une durée de 48 heures : mes observations sur des individus isolés m'ont donné une durée un peu plus longue, mais cependant bien comparable.

On peut isoler les individus de la vase, par un très simple artifice, en utilisant leur grande densité : on laisse en repos dans un verre de montre une certaine quantité de vase, puis on renverse rapidement, mais régulièrement le contenu : les *Achromatium* restent au fond, avec quelques détritus minéraux (sable, diatomées, etc.). Il n'y a pas à craindre qu'ils soient entraînés : outre leur poids considérable, ils adhèrent assez fortement aux parois.

La membrane. — Les granulations qui bourrent littéralement le corps cellulaire l'empêchent de se déformer ; par les plasmolysants et par la chaleur on n'arrive pas à contracter notablement la cellule, bien que sa membrane d'enveloppe soit très mince.

Quant à la nature chimique de cette pellicule, il n'y a rien de très certain : les réactifs des matières cellulosiques, pectiques et callosiques ne donnent pas de résultats précis. Elle semble surtout se rapprocher, par sa résistance et diverses réactions, des composés azotés. D'après Sch. elle donnerait même la réaction de Millon. — Pour W. et G. elle serait analogue à la membrane des champignons (fungus-cellulose) ce qui n'est guère précis, étant donnés les multiples constituants (callose, cellulose, chitine, etc.) encore peu connus d'ailleurs, qu'on a identifiés dans la paroi de ces végétaux. Sch. y a signalé une structure ponctuée qui, effectivement, apparaît parfois après l'action de certains colorants.

Sur la membrane on remarque une très mince enveloppe muqueuse atteignant rarement 2-3 μ : elle apparaît bien dans l'encre de Chine très étendue et simplement au milieu des détritus où habite ordinairement l'*Achromatium*, qui s'arrêtent à une très petite distance de la paroi. Sa présence semble aussi faciliter l'adhérence des cellules avec les surfaces qu'elles touchent.

Les cils. — Il était naturel, étant donnée la mobilité de l'*Achromatium*, d'y rechercher des organes locomoteurs. Sur ce point, les tentatives de Sch. par les méthodes couramment employées en bactériologie de Trinkenmann et de Löffler sont restées infructueuses. Mes essais, par ces procédés et par celui de van Ermengen, n'ont pas été plus heureux.

W. et G. ont obtenu une assez bizarre réaction, mettant, selon eux, les cils en évidence : je l'ai reprise avec le même succès et, à cause de son intérêt, j'en donne ici le mode opératoire.

Sur des *Achromatium* bien vivants, on fait arriver, entre lame et lamelle, de l'eau phéniquée (à 5 p. 100 ; W. et G. : la dose importe peu). En suivant l'opération sous la microscope, on voit la membrane devenir rugueuse, se couvrir de granulations et enfin de filaments nombreux assez longs (7-8 μ) et assez gros, plus ou moins agités par le liquide. Au bout de très peu de temps (1/2-1′) ils disparaissent, comme s'ils étaient dissous.

W. et G. concluent de cette expérience que l'*Achromatium* est recouvert sur toute sa périphérie de cils long et mobiles, et par conséquent le rapprochent, à ce point de vue, des *Bactéries péritriches*.

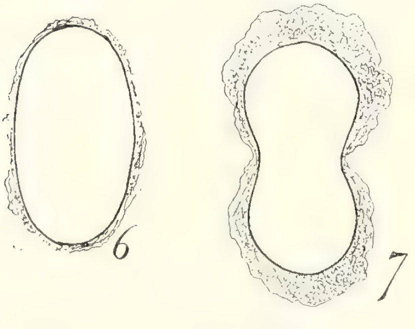


Fig. 6-7. — Action des réactifs sur la membrane : 6, formol à 4 p. 100 ; 7, glycerinaethermischung.

Il y a cependant d'assez sérieuses objections à cette façon de voir : essayons d'autres réactifs. Quelques-uns produisent des cils : le formol à faible dose (W. et G.) mais de façon moins constante que l'acide phénique. Avec d'autres produits, j'ai obtenu des résultats qui permettent de considérer cette prétendue ciliation comme un artefact. Quelques-uns, entre autres, font apparaître, au lieu de cils, une mince auréole granuleuse, à contour irrégulier : ainsi, le formol (fig. 6), dans certains cas, l'acide butyrique et son sel de calcium, le mélange acide picrique + acide acétique. L'acide phénique, lui-même, agissant après traitement au tanin ou à l'acide salicylique, ne donne plus de cils, mais une auréole de granulations. Un réactif essayé par hasard, la *glycerinæthermischung* de Grübler, donne une action très ménagée permettent de suivre l'apparition sur le cytoderme d'une auréole très nette et stable (fig. 7).

Remarquons, en passant, que tous ces réactifs jouent ordinairement, pour les colloïdes, le rôle de coagulants : il me paraît donc naturel de rattacher à une semblable action la production de ces cils (1).

L'examen sur le vivant, n'entraîne pas davantage la conviction. Aux forts grossissements, ces cils (bien distincts cependant à × 500 après l'action de l'acide phénique), sont invisibles. On n'aperçoit pas de mouvement des particules environnantes et celles-ci viennent affleurer la paroi cellulaire de très près, comme déjà l'a remarqué Frenzel. En employant avec de très puissants objectifs l'éclairage sur fond noir (Leitz et Zeiss), il m'a été impossible de déceler la moindre apparence de mouvement ciliaire. Quand la mise au point était faite pour les parties les plus convexes de la cellule, les bords paraissaient effilochés, simple effet de réflexion de la lumière par les inclusions cristallines, très brillantes, sur fond noir. Avec une mise au point sur les bords, on ne distinguait que le mince liseré de mucilage déjà signalé. Ce mucilage et la stratification même de la membrane telle qu'on l'obtient après certaines manipulations (cf. W et G., fig. 13 et 14) semblent exclure la possibilité de l'insertion d'un appareil ciliaire. Simplement désséchées sur lame, les cellules montrent une bordure irrégulière, formée par l'adhérence et la dessiccation successives de la couche muqueuse.

---

(1) La seule hypothèse qu'on puisse admettre, à mon avis, est celle d'une couche de mucilage extérieur coagulé et modifié par les réactifs, comparable aux bâtonnets que fait apparaître le brun Bismarck, par exemple, sur le mucilage de quelques algues (*Hyalotheca*) et aux exfoliations produites par l'acide sulfurique sur la gelée (préalablement colorée), de quelques Spirogyres.

Il y a aussi de plus étroites analogies avec les filaments ténus et longs qu'on peut obtenir sur certains flagellates ; voir à ce sujet les figures de Kunstler (*Revue sc. du Nord*, XXXI, 1898, p. 209, fig. 11, et Recherches sur la Morphologie des Flagellés, *Bull. sc. du Nord et de la Belg.*, XX, 1889, Pl. XIX, XX, XXI), et Alexeieff (Note sur les Flagellés, *Arch. de Zool. expér.*, VI, 14 (1911), p. 519, fig. 14, 2). On n'a pas élucidé, dans ce groupe, la nature de ces faits.

Le mouvement enfin n'a pas du tout l'aspect d'une locomotion ciliaire, surtout avec des cils vigoureux comme les montre l'acide phénique. L'*Achromatium* semble, nous l'avons dit, rouler sur lui-même, sans doute par suite de modifications locales dans son équilibre.

D'autre part, les exemples de mouvement sans appareil ciliaire ne manquent pas : Diatomées, Beggiatoa, Oscillaires (1) se meuvent énergiquement, et cependant on n'y a pas constaté, d'une façon certaine, de revêtement ciliaire.

Le protoplasme est constitué par un réseau à trame fine, que Sch. a schématisé par un simple trait. Il se teint aisément par l'iode et les colorants habituels et se distingue très bien sans manipulations quand, pour une raison quelconque, les grosses inclusions qui en occupent les alvéoles ont disparu (fig. 6). Il n'y a pas autrement lieu d'insister, car les figures de W. et G. sont exactes pour cette partie.

La question du **noyau** est beaucoup plus compliquée. Sch. avait admis un « corps central » à mailles plus serrées que dans la zone périphérique et dont les nœuds auraient été occupés par des granulations colorables (grains rouges de Bütschli). Ces grains, bien visibles quand on a fait disparaître (v. plus loin) les inclusions des alvéoles plasmiques, sont ce que nous appellerons les « *corpuscules* ». A cause de leur grande réfringence, ils peuvent, dans des colorations globales, paraître teints : ainsi, dans l'hémalun, quand toute la cellule est violacée, ils semblent rougeâtres ; mais une régression convenable les montre absolument intacts, et les substances très peu électives, le violet de méthyle par exemple, ne les colorent même pas. Ce ne sont donc pas des grains de chromatine et pas davantage des corpuscules métachromatiques.

Il y a cependant, dans cet organisme, de la chromatine, bien que W. et G. n'en aient tout d'abord pas constaté l'existence. Dans leur dernière note, ils arrivent à des résultats analogues à ceux que j'ai publiés en 1912 et décrivent aussi des granulations chromophiles sur les mailles du réseau plasmique.

---

(1) Je ne crois pas qu'on ait vérifié, pour les Cyanophycées, les conclusions singulières auxquelles est arrivé Phillips (A comparative study of cytology and movements of the Cyanophyceae ; *Contrib. from the Bot. Lab. of Univ. Pennsylvania*; Philadelphie, 1904, p. 237).

On s'est servi de deux procédés pour la manipulation sur lame des *Achromatium*. Le premier consiste à disposer sur une lamelle enduite d'albumine encore humide une goutte d'eau distillée contenant les cellules : la goutte s'étale et, grâce à leur densité, les *Achromatium* restent groupés. On laisse sécher (pas entièrement) à une douce chaleur, on coagule, et rapidement on jette dans le fixateur. Dans la seconde manière, on fait agir ce dernier sur les cellules étalées sur lame albuminée, mais ce procédé expose à de fréquents décollages et, bien qu'évitant l'action de la chaleur, il donne des résultats identiques au premier.

Parmi les nombreux réactifs employés, le sublimé acétique, l'alcool-formol (alcool, 1 p. ; formol, 1 p. ; eau, 5 p.), le Bouin, le Man, le Merkel, le Telliesniczsky, le Flemming, l'Hermann, m'ont donné, à peu de chose près, les mêmes images. Tous ont l'avantage, nous le verrons plus loin, d'éliminer les granules inclus ; par suite, on n'a pas à se préoccuper du nettoyage de la cellule, et, après les lavages appropriés, il n'y a plus qu'à colorer.

Le réactif de choix est l'hématoxyline au fer, en bain très prolongé (vingt-quatre heures) : il vaut mieux monter dans l'eau aseptisée ou la gélatine glycérinée très étendue qu'au baume qui déforme et ratatine les cellules. Le bleu polychrome de Unna donne aussi d'excellentes préparations.

On obtient, par ces diverses méthodes, les mêmes dispositions des grains de chromatine répandus sur toute la trame du réseau plasmique et distribués de façon uniforme, tant au bord qu'au milieu des cellules (fig. 8 et 9). Par le bleu Unna, ces grains prennent une teinte un peu violacée, assez semblable à celle des corpuscules métachromatiques dans les mêmes conditions ; mais, contrairement à ces derniers, ils sont insolubles dans l'acide acétique dilué, comme le prouve l'emploi de ce corps dans des fixateurs dont quelques-uns seuls auraient la faculté de stabiliser les corpuscules métachromatiques (cf. Guilliermond, Beauverie, ainsi que la bibliographie et les détails donnée par Pénau, etc.).

Les grains de chromatine sont très petits et ne sont visibles qu'à des grossissements considérables (> 1 000 diamètres). Ils représentent dans la cellule un fort beau type de noyau diffus.

Cet appareil chromatique disséminé à travers le plasma a un peu l'allure générale des mitochondries : je crois qu'il vaut mieux l'interpréter comme représentant le noyau.

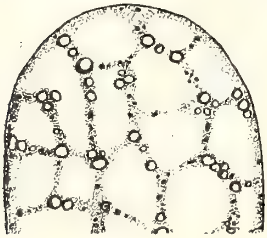


Fig. 8. — Portion de cellule non déshydratée (picroformol, bleu Unna) montrant les corpuscules réfringents avec les grains de chromatine.

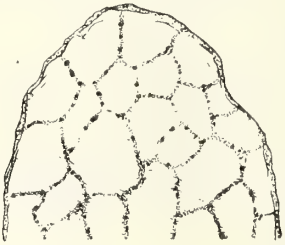


Fig. 9. — Réseau plasmique ne montrant plus que les grains de chromatine (sublimé, hématoxyline ferrique, orangé, baume).

Des cas analogues ont souvent été indiqués : on en trouvera plusieurs signalés dans des publications de Guilliermond, Dobell et dans le livre de Meyer. Chez les Bactéries et autres organismes inférieurs, dont on peut rapprocher l'*Achromatium*, pareille structure a aussi été observée. Schaudinn, chez le Bacille de la blatte (*B. Butschlii*) a mis en évidence une disposition bien comparable à celle de l'*Achromatium* ; dans ce mémoire il signale en outre quelques points analogues entre ces deux types (membrane).

Thiophysa, genre très voisin d'*Achromatium*, possède également des grains chromatiques répartis sur les nœuds des alvéoles plasmiques, d'après Hinze (*b*). Ce même auteur étudiant les *Beggiatoa* (*a*) n'y a pas vu de corps central, mais y décrit une structure nucléaire tout à fait comparable (voir surtout pl. XVIII. fig. 4-6). Dans son dernier travail, Hinze (*d*) a trouvé une structure analogue chez les *Thiovulum* qu'il a découverts ; chez *Monas Mülleri*, il existe, au contraire un noyau compact et bien différencié.

Inclusions. — L'étude des inclusions qui occupent une grande partie de la cellule est un sujet passablement embrouillé, par suite des divergences entre les opinions exprimées sur leur composition.

Comme il importe, avant tout, de bien préciser les diverses substances que l'on va examiner, nous maintenons les dénominations proposées dans notre note préliminaire, savoir : les GRANULES pour les grosses inclusions des alvéoles plasmiques, les CORPUSCULES pour les inclusions réfringentes, bien plus petites, placées sur les trabécules, rendues apparentes en dissolvant les grandes par l'acide acétique étendu, par exemple.

I. — *Les granules*, qui donnent à la cellule son aspect caractéristique, sont des masses sphériques ou ovoïdes, atteignant 12-13 μ de diamètre, mais se maintenant d'ordinaire autour de 4-8 μ. Leur forme n'est pas fixe, attendu qu'ils sont faciles à écraser et semblent avoir une consistance pâteuse.

Dans leur premier travail, W. et G. les considéraient comme du soufre, donnant à l'appui de cette assertion quelques réactions très sujettes à caution [solubilité, acides, formol(?), formation de sel noir (sulfure) dans l'acétate de plomb, etc.], que nous n'examinerons pas, puisque ultérieurement MM. West et Griffiths ont été amenés à une opinion beaucoup plus rationnelle et que, dans leur mémoire de 1913, ils les considèrent comme un sel de calcium.

A leur avis, c'est même, purement et simplement, du carbonate de chaux. Cette opinion paraît de prime abord assez plausible, étant donné que l'organisme vit dans un milieu calcaire et qu'il donne effectivement un certain nombre de réactions du CO^3Ca.

Remarquons, avant d'aller plus loin, les éléments d'analyse dont on dispose : d'abord les inclusions *in vivo*, puis les inclusions, toujours dans la cellule, mais *post mortem*, et enfin des cristaux spéciaux qui se forment à l'extérieur, au bout d'un certain temps. Ce dernier phénomène mérite de nous arrêter quelques instants. On le produit très facilement de la façon suivante : on réunit entre lame et lamelle une collection aussi nombreuse que possible d'*Achromatium* bien lavés à l'eau distillée, on porte le tout sur la plaque chauffante à 80° pendant quelques minutes. On ajoute de l'eau, au fur et à mesure de l'évaporation, et après refroidissement on ferme la préparation. Sous le microscope, on voit alors chaque cellule s'entourer d'une auréole de granules très petits d'abord, qui se rassemblent finalement en beaux cristaux rhombiques, très réfringents, (fig. 10 et 11). C'est, à peu de chose près, le procédé employé par

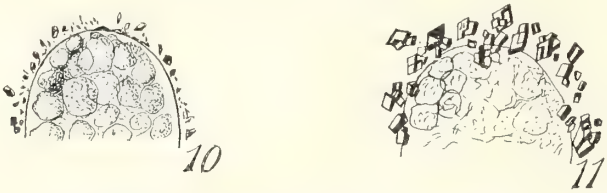


Fig. 10-11. — Formation des cristaux externes après la mort de la cellule.

Schewiakoff, puis par W. et G., et c'est la façon la plus certaine de se procurer ces cristaux. Ajoutons enfin que ces cristaux, étant isolés dans un milieu aqueux, sont directement attaquables par les réactifs, sans interposition de cytoderme et de plasma.

W. et G. soutiennent donc que les granules inclus et les cristaux externes sont du carbonate de chaux.

Cependant, sur le vif — W. et G. l'ont constaté, comme Sch. — lorsqu'on fait agir un acide étendu (HCl, pour préciser), les granules disparaissent *sans aucune effervescence*. Que l'on admette une action quelconque du plasma, ou même un état *colloïdal* (?), comme le veulent W. et G., il n'en reste pas moins vrai que dans la dissolution de ce prétendu carbonate, CO^2 doit être libéré et par conséquent, même sortant d'un corps colloïdal, se dégager.

J'ai, de mon côté, fait sur le vivant une réaction qui m'avait fait penser aussi au début à un carbonate : on traite les cellules vivantes par une solution à un dixième d'azotate d'argent additionnée de 1 à 2 gouttes d'acide acétique pour 10 centimètres cubes. Il se forme alors, sans effervescence, une multitude de lamelles d'acétate d'argent, très connues en microchimie, qui

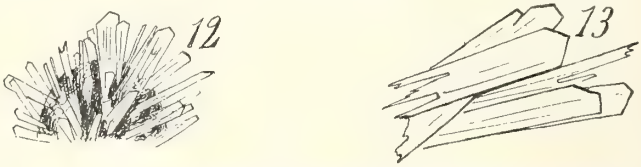


Fig. 12-13. — Cristaux d'acétate d'argent (acide acétique + NO^3Ag).

hérissent littéralement la cellule (fig. 12-13). Mais cette réaction, qui réussit parfaitement avec les carbonates, se produit aussi dans le cas d'un composé soluble d'un acide *plus faible que* *l'acide acétique* et ne nous permet donc que cette dernière conclusion.

Si, maintenant, nous opérons sur l'*Achromatium* longtemps desséché ou mieux fortement chauffé (150-200°), les acides vont nous donner une effervescence très nette ; cette fois nous avons bien à faire à un carbonate : chauffé davantage encore, nous n'avons plus effervescence, il s'est formé de la chaux. Ceci n'est point nouveau. Sch., l'avait fort bien vu et en avait tiré la seule déduction possible, que le composé calcique est décomposé par la chaleur en carbonate, ce qui n'a rien de surprenant étant donné qu'il s'agit — la réaction précédente nous l'indique encore — d'un acide organique.

Les cristaux externes, à leur tour, bien étudiés par Sch., ne peuvent pas être considérés comme de la calcite, malgré leur ressemblance extérieure avec ce corps. W. et G. nous disent seulement qu'ils sont facilement solubles dans les acides, mais sans autre précision. Or l'acide acétique, agissant sur ces cristaux hors de la cellule ne les dissout pas et, ce qui est beaucoup plus grave, l'acide chlorhydrique étendu les fait disparaître instantanément *sans qu'on voie sortir la moindre bulle* : j'ai suivi cette opération sous le microscope un très grand nombre de fois et jamais, lors de l'évanouissement des cristaux de soi-disant calcite, je n'ai vu le dégagement tumultueux se produire comme cela se passait dans la même préparation sur les grains de calcaire qui s'y trouvaient accidentellement réunis.

Il est donc hors de doute que les cristaux externes, n'étant plus cette fois à l'état colloïdal, ne sont pas du tout constitués par un carbonate de chaux. Nous ne pouvons que nous rallier, sur ce dernier point, à l'opinion émise depuis longtemps par Sch., et les considérer comme de l'oxalate.

Quant au corps instable et certainement très complexe de l'organisme vivant, sa nature véritable nous échappe ; mieux vaut encore le considérer comme un composé imprécis et indéterminé du calcium (1) que d'en faire inexactement un carbonate.

---

(1) Il s'y ajoute certainement d'autres corps, de la potasse par exemple, qui dans quelques cas est assez nettement constatable ($PtCl^4$, acide picrique) et

Reste la seconde espèce d'inclusions, les **corpuscules**. A peu près invisibles quand la cellule est bourrée de granules, ils deviennent très nets quand on fait disparaître ces derniers par un des moyens indiqués précédemment, par exemple.

On observe d'ailleurs, parfois, sur des individus bien vivants et mobiles, la disparition complète des granules : le réseau plasmique et ses corpuscules apparaissent alors très nettement.

Les corpuscules se présentent comme de petits grains très réfringents, noirs quand ils sont petits, s'éclairant d'une tache brillante quand ils sont plus gros, et fixés sur les mailles mêmes du plasma : à ce simple coup d'œil, ils offrent une analogie frappante avec les grains inclus dans les *Beggiatoa*.

Leurs dimensions sont assez étroitement limitées entre $0\mu,5$ et 2μ de diamètre ; par contre, leur nombre est très inconstant : on trouve des individus bourrés de ces corpuscules et d'autres qui en sont presque dépourvus. Cette remarque est importante : il ne faudra opérer, dans les essais de solubilité, que sur des individus dont la teneur aura été préalablement estimée.

Par suite du faible volume et de la situation profonde de ces inclusions, on conçoit que l'étude microchimique en soit délicate et incertaine. Il ne faut donc pas s'effrayer des différences considérables qui existent entre les conclusions des divers auteurs.

Ayant noté la non-coloration de ces corpuscules à côté même des véritables grains de chromatine (1), citons pour mémoire la première thèse de W. et G., qui en font un *nucléoprotéide*, s'appuyant sur leur solubilité dans divers alcalis (CO^3Na^2, KOH) et sur la réaction du phosphore par le molybdate d'ammoniaque. Dans des actions à si longue échéance (dix jours), l'effet dissolvant des réactifs précités n'est pas éminemment caractéristique. Quant au précipité de phosphomolybdate, on peut se demander si, après les traitements infligés à la cellule, le phosphore du plasma n'a pas été suffisant pour le produire (2).

---

très probablement des hydrates de carbone à qui je suis très porté à attribuer un rôle dans la diffusion des cristaux à l'extérieur.

(1) L'interprétation de Sch. pour ces corpuscules ne s'explique guère que par leur réfringence : dans une cellule un peu surcolorée, ils tranchent sur le fond plus sombre et on peut très facilement les croire teints eux-mêmes.

(2) On pourra voir, dans un récent travail de Weyland [*Pringsheim's Jahrb. für wiss. Botanik*, LI, p. 46, 1912] les critiques faites sur l'emploi du réactif molybdique en microchimie.

Il est, à mon avis, plus vraisemblable, comme ont fini par le déclarer eux-mêmes, W. et G., de voir dans ces corpuscules des granulations analogues à celles des *Beggiatoa*, et, par conséquent, constituées par du soufre. La preuve microchimique n'a pu, cependant, en être faite rigoureusement : les difficultés techniques rencontrées par WINODGRAWSKY chez les *Beggiatoa* s'exagèrent encore ici, où les cellules isolées sont plus difficiles à manipuler. L'état spécial, encore mal défini, sous lequel est incorporé ce soufre, rend bien des réactions inutilisables, et nous avons surtout procédé par comparaison entre nos corpuscules et ceux des *Beggiatoa*. Les essais parallèles ont été souvent identiques, bien que dans les deux cas les résultats se soient montrés assez capricieux.

Ainsi la plupart des solvants du soufre que nous avons essayés : sulfure de carbone, éther, benzine, tétrachloroéthane, trichlorure d'éthylène, n'étant pas miscibles à l'eau, ont donné des dissolutions mais pas à coup sûr, ce que l'on peut expliquer par la non-pénétration du réactif, à cause de différences toujours possibles dans la déshydratation.

D'autres dissolvants miscibles à l'eau n'ont pas été plus précis ; nous retiendrons, cependant, que la potasse concentrée et l'acide acétique pur ont amené toujours la dissolution des corpuscules, aussi bien dans les *Beggiatoa* (cf. GASPERINI, CORSINI, HINZE) que dans l'*Achromatium*.

Chauffés vers 125°, les corpuscules se rassemblent en gouttelettes plus grosses (1).

On a donc, malgré leur imprécision, un groupe de faits qui, joints à l'évidente similitude optique des corpuscules en question, permettent de considérer comme identiques le contenu des *Beggiatoa* et celui de l'*Achromatium* (2).

De plus, l'expérimentation confirme pleinement cette façon de voir. Nous avons fait vivre des *Achromatium*, dans l'eau de lac, en présence de vase, en y ajoutant chaque jour une goutte d'une solution aqueuse saturée d'H^2S purifié. Au bout d'une dizaine de jours, les grosses inclusions avaient totalement disparu (action d'un excès d'acide), alors que les corpuscules s'étaient multipliés au point de rendre la cellule noire, sans, cependant, arrêter la mobilité. En forçant les doses, la cellule finit par se bourrer de corpuscules, mais en présentant des signes manifestes de nécrose, entre autres le noircissement du protoplasme.

---

(1) Nous n'avons pu obtenir la diffusion du soufre en cristaux à l'extérieur comme l'ont fait WINODGRAVSKY et HINZE, pas même dans les *Beggiatoa* (dont nous n'avions qu'une très faible quantité) ; par la méthode d'un long séjour dans la glycérine. W. et G. ont été plus heureux et l'ont obtenue (cf. leur pl. X, f. 7).

(2) MASSART (p. 259) en 1901, étudiant incidemment l'*Achromatium*, était arrivé, pour la nature de ces inclusions, à la même opinion.

Nous reviendrons sur ces faits à propos de la biologie : pour le moment, contentons-nous d'enregistrer cette propriété qui certainement est la meilleure démonstration de l'existence du soufre dans les cellules, malgré l'incertitude des résultats fournis par les méthodes microchimiques, toujours aléatoires pour de si faibles quantités de matière à caractériser.

Reproduction. — Le mode le plus usuel, et d'ailleurs le seul signalé, est la simple *scissiparité* : à une certaine taille, la cellule, devenue cylindrique, s'étrangle en son milieu et donne deux cellules filles qui, d'abord subsphériques, s'allongent ensuite et renouvellent le même processus.

J'ai observé un autre mode de reproduction bien plus intéressant. Dès mes premières études, je remarquais de petits organismes mobiles dont le contenu avait de grandes analogies avec celui des *Achromatium* au milieu desquels je les rencontrais (fig. 14 a).

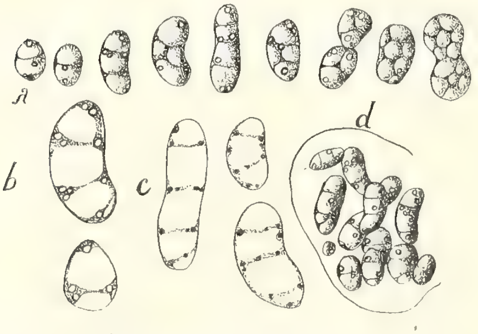


Fig. 14. — Reproduction par zoospores: *a*, zoospores à divers stades ; *b*, après ac. acét. dilué ; seuls les grains de soufre sont encore visibles ; *c*, structure cytologique (hématoxyline) ; *d*, mise en liberté à partir de la cellule mère (*b* et *c*, très grossis).

Ces organismes sont assez variables de forme ; mais, typiquement, ils affectent l'aspect d'un petit croissant ou d'un cylindre légèrement courbé. Leurs dimensions minimum oscillent autour de 4-6 μ de long, mais le plus souvent ils mesurent 10-15 μ. A leur intérieur, on peut voir 2-3 granules et quelques corpuscules, le tout présentant les mêmes réactions de solubilité que le contenu de l'*Achromatium* (fig. 14 b).

Tout cet ensemble se déplace moyennement vite en ondulant de côté et d'autre, sans cependant qu'on y puisse constater la moindre trace de cils ou de flagels. La présence de ces derniers compléterait la ressemblance de ces petits corps avec certains flagellés, les *Menoidium*.

On trouve, d'autre part, toute la série des passages entre ces jeunes formes et les phases adultes de l'*Achromatium* ; ces petits organismes grandissent, en effet, et après un certain nombre de divisions (et peut-être même des conjugaisons ?) reproduisent les états ovoïdes du protiste adulte.

Toutes ces ressemblances ne seraient, d'ailleurs, qu'hypothétiques si je n'avais assisté à l'*émission* même de ces sortes de spores internes. Elle se fait très simplement : la cellule mère se gonfle, son enveloppe se distend et enfin se fend ; les granules (qui devraient normalement se dissoudre au contact de l'eau environnante), pourvus chacun de quelques corpuscules, se libèrent et commencent à osciller dans le liquide ambiant (fig. 14 d).

La cytologie de ces zoospores est tout à fait comparable à celle des cellules ordinaires étudiées précédemment et qui leur sont souvent réunies dans les préparations. On y voit, en effet, le même protoplasme alvéolaire et la même répartition de la chromatine en très petits grains sur les trabécules du plasma (fig. 14 c).

La formation de ces éléments reproducteurs ne nécessite donc aucun processus nucléaire spécial : en raison de la fragmentation naturelle des éléments chromatiques, ces derniers se trouvent tout simplement répartis dans les zoospores ainsi formées (1).

Le cycle évolutif est donc très simple (fig. 15) : c'est la représentation schématique de ce qu'on observe chez plusieurs protistes (Sporozoaires, Amibes, etc.), avec la différence que les phénomènes ne sont pas compliqués par l'intervention de divisions nucléaires, de phénomènes sexuels, ni de stades de résistance. Cette uniformité du cycle est en rapport avec la constance des condition biologiques de cet organisme.

---

(1) On peut rapprocher de ces faits le processus de sporulation récemment décrit par Chatton et Perard (*Soc. biol.*, 7 juin 1913, p. 1234) chez *Metabacterium polyspora*.

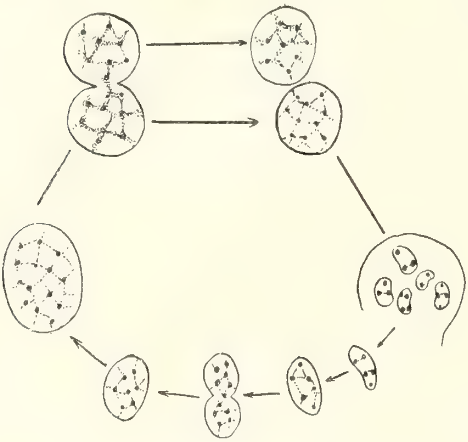


Fig. 15. — Schéma du cycle évolutif.

Biologie. — Nou avons rencontré l'*Achromatium* dans la vase au cours des dragage effectués dans les lac du Jura et c'est certainement un des être vivants les plus abondants dans ce milieu.

Sur une quarantain de lacs où nous l'avon recherché, dans le Jura septentrional, il ne semble manque qu'à un seul, le lac de Chalin, et il est très probable que de recherches plus complètes nous l'y feront aussi trouver.

Il s'observe surtout dans les lacs tourbeux ou au moins dan ceux dont le sol est formé par une agglomération noirâtre e granuleuse de détritus cellulosiques. Ainsi, dans les lacs de Tallières, de Malpas, du Ratay, des Rousses et des Mortes, l moindre dragage ramène d'innombrables spécimens.

Dans les mares, malgré des recherches répétées, je n'ai p m'en procurer : même des creux tourbeux, comme celui d Bonnavette, au bord des tourbières de Vaux, d'une profondeu de 5-6 mètres, ne m'en ont pas fourni, pas plus qu'un gran nombre d'étangs que j'ai explorés à ce point de vue, dan la plaine du Jura et de la Côte-d'Or.

On ne le récolte pas, d'ailleurs, en égale quantité aux différents points d'un lac, surtout quand ce dernier a de grande dimensions : j'ai étudié sa répartition selon la profondeur dans le lac de Saint-Point.

En partant du bord, jusque vers 1 mètre, le fond caillouteu ou terreux et encombré de divers amphiphytes (*Carex*, *Juncus* etc.), soumis au lavage par la clapotis des vagues, ne contien pas d'*Achromatium*. Ce dernier ne commence guère que ver

2 DEC.1913

12 mètres avec les *Scirpus* et les *Phragmites* : il se rencontre ensuite dans toute la zone couverte de végétation, c'est-à-dire jusque vers 15 mètres (cf. D^{r} Magnin) ; en d'autres termes, sur tout le *blanc-fond* et une partie de la *beine*. Les profondeurs les plus riches en *Achromatium* sont comprises entre 3-15 mètres (fig. 16).

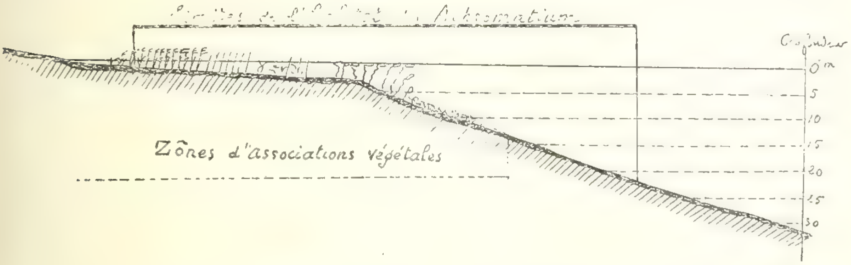


Fig. 16. — Répartition dans un lac selon la profondeur.

La vase qui le renferme possède en même temps un ensemble biologique complexe, où l'on remarque des Diatomées (*Surirella*, *Cymatopleura*, *Navicula*, etc.), des Cyanophycées (*Chroococcus*, *Microcystis*, *Merismopedia*, *Oscillariées*), des Flagellates (*Anthophysa*, *Euglena*, *Trachelomonas*) et diverses Bactériacées, des Sulfuraires (*Lamprocystis* et surtout *Beggiatoa*). Des Infusoires, Rotifères, etc. complètent cet ensemble, formant une association tout à fait comparable à ce que Lauterborn (*b*) a nommé le *monde sapropélique*, où les divers êtres vivants utilisent les déchets des organismes supérieurs, principalement des végétaux.

En continuant à descendre, la dernière limite où j'ai dragué des *Achromatium* est à 22 mètres et là, d'ailleurs, en nombre très réduit. Au delà, entre 30-40 mètres, la boue du fond, compacte, riche surtout en Diatomées et très pauvre en débris cellulosiques, est absolument dépourvue d'*Achromatium*

Après ces constatations, nous avons essayé d'élucider la biologie de ce singulier protiste en le soumettant à diverses expériences sur la façon dont il se comporte selon les milieux dans lesquels on le place.

Dans sa station naturelle, l'*Achromatium* n'est pas soumis à des conditions physiques bien diverses : en tout cas, dans la limite de leur variation, elles ne semblent pas avoir une très grande importance.

Aux diverses saisons, pendant lesquelles, en 1911-12, la température a varié de 3° à 18°, je n'ai pas remarqué de changement appréciable dans les proportion des individus récoltés. Expérimentalement, à 22° je n'ai pas constaté de modifications, mais par contre les températures supérieures avaient une action nettement défavorable : au bout de quelques heures, à 35°, on ne rencontrait plus aucun individu vivant. Inversement aux basses températures, aucun accident ne se produit ; mais dès qu'on fait congeler, même très lentement, on ne retrouve plus, au dégel, que des *Achromatium* morts et par suite dépourvus de leurs granules.

La dessiccation, même très progressive, produit les mêmes effets : on comprend très bien alors l'absence de notre protiste dans les masses d'eau de faible importance, capables de se congeler ou de se dessécher.

La lumière, comme Sch., W. et G. l'ont déjà indiqué, ne paraît exercer aucune influence sur les cellules.

Reste la question des *conditions chimiques*, et, sur ce point, nous ne pouvons guère donner que des conclusions négatives ou partielles, nos essais d'isolement et de culture étant restés parfaitement infructueux. Nous ne pouvons donc signaler que quelques constatations faites au cours de nos tentatives.

Ayant attribué nos premiers échecs à un excès d'oxygène dans les cultures, nous avons étudié spécialement l'influence de cet élément et nous avons pu constater que l'*Achromatium* était franchement aérobie et même supportait une forte aération : nous avons pu, pendant une semaine, faire passer un courant d'air continu (trompe à eau) dans la vase naturelle de l'*Achromatium* sans que ce dernier se montre altéré. Du reste ce résultat n'est pas étonnant, les Sulfuraires étant, à ce qu'on sait, également aérobies (cf. Winodgravsky et les recherches récentes de Keil).

Le calcium, abondant dans les vases des lacs, se retrouvant d'ailleurs en quantité dans la cellule, est évidemment nécessaire à l'*Achromatium*.

L'hydrogène sulfuré, dont nous avons montré précédemment l'action, ne doit être employé, dans les conditions normales, qu'en très petite quantité et dans des circonstances d'absorption spéciales, afin de ne pas détériorer, en tant qu'acide (1), les globules contenus dans la cellule. La proportion existant dans les vases lacustres est très faible, étant donnée la minime quantité de putréfactions qui s'y produisent : la vase ne répand pas d'odeur, et les Sulfuraires (*Lampropedia*, *Beggiatoa*), tout en y étant communs, n'y sont jamais en très grande masse. L'*Achromatium*, dans les conditions normales, est donc un Sulfuraire peu actif et s'accommode certainement d'une faible quantité d'H^2S (2).

Quant à l'alimentation organique, les divers composés essayés ne nous ont pas satisfait : l'eau de source, additionnée de diverses substances (sucres, amidon, cellulose, peptone, etc...) s'est montrée insuffisante et les diverses liqueurs usuellement employées pour la culture des Bactéries et des Champignons n'ont pas été plus favorables.

Alors que, sans autre précaution, dans les flacons où je conservais les dragages, au milieu par conséquent des vases originelles, les *Achromatium* prospéraient pendant des mois au laboratoire, dans les essais d'isolement, ils ont promptement disparu. Ainsi, cultivées *dans l'eau même du lac*, mais filtrée ou bouillie, et même *en présence de la boue lacustre* quand cette dernière a été stérilisée, les cellules s'éclaircissent et finissent par périr. Ce fait est d'autant plus remarquable que dans les flacons de dragage les conditions étaient parfois, en apparence du moins, plutôt défavorables : souvent les algues bleues formaient des voiles épais, le liquide s'évaporait, il y poussait des Champignons, et néanmoins, en beaucoup de cas, l'*Achromatium* prospérait : dans des milieux de même composition, *mais stériles*, il disparaissait promptement, quelles que fussent les précautions.

---

(1) Cette dernière particularité est très remarquable. J'ai fait sur ce point des essais avec divers acides organiques et j'ai pu constater que les inclusions calciques sont d'une sensibilité extrême à ces agents.

Ainsi l'acide lactique, pour ne citer qu'un exemple, fait disparaître les inclusions, à la dose de $\frac{1}{1\,000}$ en cinq minutes et à $\frac{1}{10\,000}$ en moins d'une demi-heure.

Il ne faut donc employer l'H^2S qu'en proportion infime.

(2) L'H^2S n'existe à l'état libre qu'en petite quantité dans la vase, étant donné qu'il se fixe rapidement à l'état de sulfure non seulement avec les sels de calcium, mais encore avec les oxydes de fer. Ainsi, dans mes flacons de réserve, les gaines ocreuses de *Leptothrix* se coloraient énergiquement en noir et on trouvait sur la paroi de verre un abondant dépôt noir, soluble dans les acides avec dégagement d'H^2S (cf. constatation analogue faite sur *Gallionella*, par B. Doss, d'après *Bot. Centr.*, 1913, p. 274).

Il est donc très probable que cet organisme est adapté à une *vie symbiotique* avec quelque autre être vivant et que la présence de son entourage biologique lui est indispensable.

Je serais assez porté à croire qu'il utilise les produits de décomposition des celluloses, pour son alimentation organique : sa large répartion dans les détritus végétaux, la présence de composés oxaliques dans ses produits d'élaboration sont des indications favorables à cette hypothèse ; il s'agirait de trouver dans la série des produits de décomposition de la cellulose, quel est le corps utilisé, et des tâtonnements dans ce sens nous feront peut-être arriver ultérieurement à une reconstitution plus précise du milieu vital.

La nutrition selon le mode des Sulfuraires semble beaucoup moins importante : on trouve des individus à peu près dépourvus de corpuscules ; d'autres au contraire en sont chargés, et ces derniers semblent plus abondants quand les granules calciques diminuent. Est-ce une nutrition compensant l'insuffisance de la première, est-ce le résultat d'une modification dans le milieu (prédominance de telle ou telle fermentation)? Nous ne pouvons le dire en ce moment. Toujours est-il que ce mode de nutrition où le soufre intervient se présente comme quelque peu facultatif.

Il semble d'ailleurs que ce fait soit assez général : tout le monde a remarqué la grande différence qu'on observe entre les divers individus de *Beggiatoa* au point de vue de la richesse de leurs inclusions. S'il est vrai, d'autre part, que certaines algues, comme des Oscillaires, contiennent parfois — ont prétendu Hinze (*c*) et Arzichowsky — des inclusions de soufre, la production de ce dernier corps dans les cellules paraît être très variable et ce mode de nutrition semble bien plus accessoire qu'on a tendance à le croire généralement.

Nos connaissances sur ce sujet sont encore bien restreintes :

les difficultés de culture en sont la cause, et c'est seulement quand on les aura surmontées qu'on pourra déterminer l'importance de cette curieuse particularité biologique.

SYSTÉMATIQUE. — Les auteurs qui ont étudié l'*Achromatium* l'ont tous rattaché aux Bactériacées, tout en hésitant beaucoup sur les affinités avec les divers représentants de cette classe. Aussi, dans la plupart des traités généraux, ou bien on ne le signale pas du tout, ou bien on le classe avec les « *incertae sedis* ». C'est ce qu'ont fait, par exemple, MIGULA et KOLKWITZ.

Il est, en effet, évident qu'on ne peut le rapprocher des Eubactériacées, pas même des *Péritriches*, si l'on attribue aux cils une importance que dans le cas particulier, — nous l'avons vu plus haut — ils sont bien loin d'avoir !

Les affinités avec les Sulfuraires sont, par contre, étroites. SCH., que l'analogie avec les *Chromatium* avait frappé, en rapproche sa découverte, mais la non-existence du soufre (à son avis) et de la bactériopurpurine l'empêcha d'affirmer ce rapprochement.

Les *Thiophysa* et *Thiovulum* de HINZE (*b*, *d*), dont nous avons déjà indiqué, au passage, les relations avec *Achromatium* (forme extérieure, division, contenu, appareil nucléaire, etc.), appartiennent sans doute à la même série. Seuls, le mode de division (longitudinale) et l'absence d'inclusions calciques les différencient.

Le *Monas Mülleri*, tel que nous le connaissions par les travaux de WARMING, avait été réuni par MIGULA au genre *Achromatium*. MOLISCH (*b*) qui l'étudia à Trieste, le considère aussi comme une Thiobactérie voisine des *Thiophysa*. Depuis les récentes recherches de HINZE (*d*), on est plus certain de ses relations avec les Flagellates : il se différencie de prime abord par la présence d'un véritable noyau. Néanmoins la difficulté de se faire une opinion sur la ciliation laisse encore place à quelque hésitation.

En somme, on peut représenter à peu près comme il suit la situation de ces êtres assez énigmatiques, en utilisant les cadres fournis par les classifications de MOLISCH et de MIGULA.

+ Rhodobactériacées (de la bactériopurpurine)
ex : *Chromatium*

Voir les nombreuses subdivisions dans Molisch.

+ Leucobactériacées (pas de bactériopurpurine)

— cell. en filaments : *Beggiatoa* 7-10 sp. *Thioploca* 2 sp. [cf. Wislouch 1912], *Thiothrix* 5 sp.

Avec passage aux Oscillariées par les Oscillaires contenant du soufre.

— cell. non en filaments : *Achromatium* 1 (2 ?) sp., *Thiophysa* 1 sp., *Thiovulum*, 2 sp.

Avec passage aux Eubactéries par quelques types : *Bact. bovista*, *Bac. thiogenus*, *Spirillum bipunctatum* et aux Flagellates par *Monas Mülleri*.

On voit que ce groupe est loin d'être homogène et bien délimité : il me paraît cependant qu'on peut fort bien réunir dans la même famille *Achromatium*, *Thiophysa* et *Thiovulum*.

Massart (p. 260) avait déjà émis l'opinion que l'*Achromatium* devrait constituer une famille spéciale. Nous nous bornerons à donner la diagnose du genre *Achromatium* :

Achromatium Schew. (1893) ; caractères de l'espèce :

A. oxaliferum Schew. 1893. = *Modderula Hartwigi* Frenzel 1898, *Hillhousia mirabilis* (1) W. et G. 1909, *Hillhousia palustris* W. et G. 1913.

---

(1) Nous avons été heureux de constater que, à peu près au moment où parut notre note préliminaire, deux auteurs très compétents sur ces organismes inférieurs, MM. Benecke (p. 205) et Molisch (*b*, p. 56), avaient, sur la synonymie d'*Hillhousia* et d'*Achromatium*, la même opinion que nous.

Dans leur dernier travail, W. et G. (p. 88) maintiennent le genre *Hillhousia* et mettent sur le compte de l'existence de deux organismes distincts les divergences importantes que signalent leurs recherches.

Il y a d'abord une chose certaine : ce que Massart et W. et G. ont étudié est évidemment l'organisme dont j'ai parlé ; W. et G. le reconnaissent eux-mêmes.

L'identité de ce que nous avons étudié avec le protiste de Sch. est d'autre part incontestable.

Les caractères distinctifs indiqués ne sont pas des arguments décisifs :
— la différenciation en « corps central » qu'on a trouvée partout à une certaine époque n'a pas été contrôlée en bien des cas (cf. *Beggiatoa*, *Oscillaria*).
— nous avons vu ce qu'il fallait penser des « conspicuous reddish grains of chromatin » et de leur véritable nature ; de même pour le sel calcique.
— la taille, étant donné ce qu'on connaît du développement, n'a aucune importance : elle rentre du reste dans les limites usuelles, par exemple dans celles d'*H. palustris*, qu'on ne peut, soit dit en passant, considérer un seul instant comme espèce distincte.

A côté de ces différences, que nous avons toutes expliquées, on a pu voir, au

Cellules de grande taille (20-90 × 10-40 μ) à protoplasma bourré d'inclusions calciques, contenant de petits corpuscules de soufre. Membrane pourvue d'une mince couche muqueuse, sans cils. Reproduction par division et par zoospores internes, non ciliées. Mouvement lent.

HABITAT. — Au fond des lacs et des marécages, dans la vase à détritus végétaux.

Vieux-Rhin (Lauterborn 1897, SCHEWIAKOFF 1898).

Marais à Sphaignes : Rheinpfalz, Schwartzwald, etc. (LAUTERBORN 1898), Muggelsee (FRENZEL, 1898).

Belgique (MASSART, 1901).

Iglo (SCHERFFEL, 1906).

Marécages, Angleterre (W. et G. 1909, 1913).

Autriche, Bohème, plusieurs localités (MOLISCH, 1912).

Jura septentrional et Jura suisse : s'observe dans tous les lacs examinés à ce point de vue (une quarantaine) (1). Largement distribué, comme on voit, *A. oxaliferum* sera sans doute rencontré partout où on le recherchera dans ses stations habituelles. Dans le Jura, c'est un organisme absolument *abondant* et *des plus caractéristiques* du milieu spécial que constituent les vases lacustres.

---

cours de cette note, les innombrables analogies de fait que nous avons relevées au passage entre les données de SCH. et les nôtres. Des phénomènes spéciaux, comme la diffusion des inclusions calciques, le stock de réactions communes. les analogies étroites d'habitat, d'aspect, de mouvement, de reproduction. suffisent amplement pour prouver l'identité de ces êtres, au mépris de certaines divergences que l'on trouve précisément aux endroits délicats. et par suite aux points discutables de la biologie de cette bactérie extraordinaire.

(1) Dans le lac du Grand-Maclu (Jura) j'ai observé une race particulière, renflée au milieu (fig. 5) qui est assez spéciale et dont, à la rigueur, on pourrait faire une variété.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Arzichowsky (**W.**) [1902]. — Zur Morphologie und Systematik der Beggiatoa (*Bull. du Jard. imp. bot. de St-Pétersbourg*, II, 2, p. 35-46, 1 pl.).

Benecke (**W.**) [1912]. — Bau der Bakterien. Leipzig.

Corsini (**A.**) [1905]. — Ueber die sogenannten « Schwefelkörnchen » die man bei der Familie der Beggiatoacen antrifft (*Centralbl. für Bakt.*, II, XIV, p. 272-289).

Dobell (**C.**) [1911]. — Contributions to the Cytology of Bacteria (*Quaterl. J. of. M.*, LVI, p. 395).

Frenzel (**J.**) [1897]. — Neue oder wenig bekannte Süsswasser-protisten (*Biol. Centr.*, XVII, p. 801).

Gasperini [1898]. — Sulla cosa della Crenothrix Kuhniana o polyspora (*Atti della Soc. Tosc. di sc. nat.*, XXI).

Guilliermond (**A.**) [1907]. — La cytologie des Bactéries (*Bull. de l'Inst. Pasteur*, IV, p. 276-7).

Hinze (**G.**) [1901]. — Ueber den Bau der Zellen von Beggiatoa mirabilis (*Berichte*, XIX, p. 369).

b) **Id.** [1903]. — Thiophysa volutans (*Berichte*, XXI, p. 315).

c) **Id.** [1903]. — Ueber Schwefeltropfen im Innern von Oscillarieen (*Ibid.*, XXI, p. 394).

d) **Id.** [1913]. — Beiträge zur Kenntniss der farblosen Schwefelbakterien (*Ibid.*, XXXI. p. 189).

Keil (**F.**) [1912]. — Beiträge zur Physiologie der farblosen Schwefelbakterien (*Cohn's Beitr.*, XI, 2, p. 335-373).

Kolkwitz [1909). — Bakterien, in *Krypt. der Mark Brandeburg*, V, I, p. 164.

Lauterborn (**R.**) [1898]. — Ueber Modderula Hartwigi Frenzel (*Biol. Centr.*, XVIII, p. 93).

b) **Id.** [1901]. — Die sapropelische Lebewelt (*Zool. Anz.*, XXIV, p. 50).

Magnin (**A.**) [1904]. — Les lacs du Jura. Paris.

Massart (**J.**) [1901]. — Recherches sur le protoplasma des Schizophytes (*Rec. Inst. Bot. Univ. Bruxelles*, t. V, p. 251-282).

Meyer (**A.**) [1912). — Die Zelle der Bakterien. Iena.

Migula (**W.**) [1900-07]. — System der Bakterien. *Spec. Teil*, II, p. 1037.

Molisch (**H.**) [1907). — Die Purpurbakterien. Iena.

Id. [1912]. — Neue farblose Schwefelbakterien (*Bakt. Centr.* XXXII (II), p. 55 et sqq.

Pénau (**H.**) [1912]. — Cytologie de quelques microorganismes. *Thèse*. Paris (et *Revue gén. de bot.*).

Schaudinn (**H.**) [1902]. — Ueber Bacillus Bütschlii (*Arch. f. Protist*, I, p. 314).

Scherffel (**A.**) [1904]. — Ujabb adatok Magyarorzág alsórendii szervezeleinek ismeretékez (*Növenr. Közlemen*, III, p. 116-119, rés. allemand).

Schewiakoff (**W.**) [1893]. — Ueber einen neuen bakterienähnlichen Organismus des Süsswassers. Heidelberg. *In. Diss.* (et *Verh. Nat. med. Ver.* t. V).

Virieux (**J.**) [1912]. — Sur l'*Achromatium oxaliferum* Schew. *C. R. Ac. Sc.*, CLIV, p. 716.

Warming (**E.**) [1875]. — Om nogle ved Danmarks kyster levende Bakterier-Sep. ex *Vidensk. Middel. fra den nat. Forening i Kjobenhavn*, p. 20-28.

West (**G.-S.**) and **Griffiths** (**B.-M.**) [1909]. — Hillhousia mirabilis, a great sulphur Bacterium. *Proc. of the R. Soc. Bot.* vol. LXXXI, p. 398 et sqq.

Id. [1913]. — The Lime-Sulphur Bacteria of the Genus Hillhousia (*Ann. of Bot.*, XXVII, c. V, p. 83-91).

Winogradsky (**A.**) [1887]. — Ueber Schwefelbakterien (*Bot. Zeit.* 45).

89e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XVIII. Nos 5 et 6.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVIII. — Nos 5 et 6

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1913

Paris, 30 fr. — Départements et Étranger, 32 fr.
Ce cahier a été publié en mars 1914.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

---

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs

---

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (en cours de publication).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... **15** fr.
22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Etranger.............. 30 fr.

NUTRITION CARBONÉE DES PLANTES

A L'AIDE

DES ACIDES ORGANIQUES LIBRES ET COMBINÉS

Par Paul RAVIN

INTRODUCTION

L'histoire de la nutrition des plantes vertes se divise en deux périodes bien distinctes : avant et après Liebig. Durant la première, c'est-à-dire jusqu'en 1840, les savants et agronomes croyaient unanimement que les plantes puisaient toute leur nourriture dans l'humus du sol : cette matière brunâtre, produit de décomposition des végétaux morts, dont la constitution reste toujours bien mal définie.

Les idées étaient à ce point arrêtées, que les travaux de Bernard de Palissy, pourtant déjà anciens, puisqu'ils datent de 1563 et ceux de Priestley, 1771, de De Saussure, 1804, de Brongniart, 1828, passèrent inaperçus ou incompris. Ils apportaient cependant des arguments irréfutables contre l'absolutisme de la théorie de l'humus.

Depuis Liebig, au contraire, l'humus est devenu une matière presque indifférente, sans action *directe* sur la production végétale : c'est à peine si on lui reconnaît quelques qualités purement physiques. Et, avec l'illustre fondateur de la théorie de la nutrition minérale, on admet, assez généralement, comme un axiome de physiologie végétale, que les plantes vertes trouvent *uniquement* leur carbone dans l'acide carbonique de l'air, et leur azote dans les nitrates et sels ammoniacaux du sol (1).

Aucune substance organique, azotée ou carbonée, ne peut donc directement, c'est-à-dire sans avoir subi, au préalable, une transformation en produits simples minéraux, céder son azote ou son carbone à la plante verte ; autrement dit, aucune matière organique n'est un aliment.

Cette théorie, en réalité par trop exclusive, s'est, surtout depuis ces dix dernières années, progressivement mais timidement modifiée.

Les nombreux travaux concernant l'étude de la nutrition organique des plantes vertes ont, en effet, pour beaucoup de phytophysiologistes, atténué l'intransigeance de la théorie minérale. Aussi, tout en reconnaissant à la nutrition aux dépens des substances minérales du sol et de l'acide carbonique de l'air, sa prépondérance indiscutable dans le développement de la plante verte, il est aujourd'hui nécessaire de tenir compte également de la part qui revient à la nutrition organique.

Si je ne considère que la nutrition carbonée à l'aide des substances organiques ternaires, la seule qui m'intéresse ici, la littérature scientifique nous apprend que divers physiologistes s'en sont occupés, parmi lesquels je citerai seulement par ordre chronologique : De Saussure, E. Laurent, J. Laurent, Mazé, Charpentier, Molliard, Mlle Promsy et Kufferath. Tous ces auteurs, sauf Mlle Promsy et Kufferath, se sont surtout intéressés aux hydrates de carbone. Il est pourtant une classe de corps organiques, à fonction chimique importante, dont quelques-uns sont aussi généralement répandus chez les végétaux que les hydrates de carbone et qui n'ont pas été étudiés systématiquement à ce point de vue : je veux parler des acides organiques.

J'ai donc pensé à combler cette lacune, en expérimentant avec ces composés, tout au moins avec ceux que l'on rencontre le plus communément chez les plantes supérieures, ainsi qu'avec leurs combinaisons potassiques qui, souvent, coexistent dans le suc cellulaire végétal.

Quant aux végétaux « non verts », on sait depuis très longtemps qu'ils se nourrissent directement aux dépens de beaucoup de substances organiques. Les opinions n'ont pas varié sur ce point. C'est ainsi que les travaux concernant la nutrition carbonée des Champignons sont extraordinairement nombreux. Certes, les acides organiques y sont souvent traités, quoique moins que les hydrates de carbone, mais plutôt isolément et à l'état libre. Aussi, ai-je pensé que de nouvelles recherches d'ensemble sur quelques-uns de ces composés ternaires, libres et combinés, pouvaient être utilement entreprises.

---

(1) Exception faite pour les Légumineuses et végétaux à mycorhizes, mais il s'agit là, somme toute, d'une intervention étrangère.

Dans ce but général, j'ai choisi les acides malique, tartrique, succinique, citrique et oxalique, dont j'ai suivi l'action sur un représentant de chacun des groupes végétaux suivants : les Phanérogames, les Algues et les Champignons.

Ces recherches, dont la technique présente de très grandes difficultés, inhérentes, pour la plupart, au peu de stabilité de ces acides organiques dans les conditions prolongées où je les employais, n'ont d'autre prétention que d'apporter une modeste contribution à l'étude de ce problème physiologique si complexe et si important qu'est la nutrition carbonée.

Ce travail se divisera en trois parties indépendantes, relatives :

1° Aux Phanérogames ;

2° Aux Algues ;

3° Aux Champignons.

PREMIÈRE PARTIE

NUTRITION CARBONÉE DES PHANÉROGAMES A L'AIDE DES ACIDES ORGANIQUES LIBRES ET COMBINÉS

HISTORIQUE

La plus ancienne expérience sur la nutrition des plantes vertes à l'aide des substances carbonées ternaires est de De Saussure : elle date de 1808. Bien qu'elle n'ait porté sur aucun acide, mais seulement sur le saccharose, il est néanmoins nécessaire de la mentionner très succinctement, pour les conclusions qu'en a tirées l'auteur. Dans deux vases renfermant volumes égaux d'une solution de sucre à 0gr,80 p. 100 environ, furent plongés dans l'un, un pied de *Polygonum persicaria* L., dans l'autre, un pied de *Bidens cannabina* (1). Après quelques jours de végétation, les solutions avaient perdu 30 p. 100 de leur saccharose. De ce fait seul, par une déduction qui peut nous paraître bien osée aujourd'hui, De Saussure admit que toutes les substances organiques solubles, y compris les matières ulmiques du sol, étaient utilisées par les végétaux. Si l'on veut bien tenir compte de l'état d'esprit de l'époque où la théorie de l'humus était universellement adoptée et sans conteste, on s'expliquera très bien la facilité et la bonne foi avec lesquelles le savant Genevois généralisa les conclusions de ses modestes essais. Cependant, vers la fin de sa vie, en 1843, il se rallia à la théorie de Liebig, abandonnant ainsi l'opinion étayée sur ses propres recherches.

Sachs, en 1868, dans sa Physiologie végétale, expose ainsi ses idées, en contradiction formelle avec celles de Boussingault et de Grandeau : « Les plantes vertes, non parasites, qui vivent dans un sol très riche, forment leurs substances combustibles, en partie en absorbant les matières organiques, en partie en décomposant l'acide carbonique. »

---

(1) Duchartre pense qu'il s'agit de l'*Eupatorium cannabium* L. (Éléments de botanique, 2e édition, p. 846).

Stutzer, vers 1877, aurait obtenu une augmentation de poids sec en arrosant le sol, non seulement avec de la glycérine, mais encore avec les acides acétique, succinique et tartrique. Ce dernier acide fut tout particulièrement favorable à la végétation, aussi ce savant le soumit-il aux expériences complémentaires suivantes : dans un substratum pâteux, obtenu en délayant du tartrate de calcium pulvérisé avec la solution nutritive de Nobbe, il repiqua des pieds de Navet. Le tout fut mis sous une cloche à la lumière, mais à l'abri de l'acide carbonique de l'air. Les plantes prirent un développement énorme par rapport à des pieds témoins plongés dans la solution de Nobbe.

Petermann, 1883, admet que les substances organiques pénètrent dans le végétal et peuvent concourir à leur nutrition.

E. Laurent, 1888, étudie l'action de 113 corps organiques, azotés surtout, parmi lesquels se trouvent quelques acides : citrique, malique. Il produit l'absorption de ces composés par des fragments de feuilles désamidonnées, ainsi que par des tiges étiolées de pomme de terre et ne constate aucune formation d'amidon.

Acton, 1889, dans une note très courte, présentée à la Société Royale de Londres, annonce qu'il a obtenu la formation de réserves amylacées dans des plantes étiolées, en provoquant l'absorption par les racines de quelques hydrates de carbone et de l'extrait d'humus.

Bréal, 1892, conclut de ses recherches sur l'humus que celui-ci possède des propriétés manifestement fertilisantes.

Dehérain, puis Volny, en 1898, se rangent également à cette opinion. Bréal, complétant ses travaux, en collaboration avec Dehérain, cultive des plantules de Lentille, de Blé et de Haricot dans de l'eau renfermant des sels minéraux et dans une solution d'ulmate de chaux. Celle-ci se montre très favorable au développement des végétaux précédents. Aussi ces auteurs sont-ils convaincus de l'utilisation de l'acide humique.

J. Laurent, 1903, dans une thèse remarquable, a étudié avec beaucoup de soin quelques hydrates de carbone, la glycérine et l'acide humique en combinaison avec la potasse. Ses conclusions concernant cet acide, sont les suivantes : « L'ulmate de potasse est nutritif pour la plante, mais il agirait à la façon d'un aliment minéral, en modifiant les échanges gazeux de manière à activer l'assimilation du carbone. » Laurent termine son travail par ces lignes d'une haute portée scientifique et philosophique : « Toutes les plantes, vertes ou non, peuvent, à la façon des animaux, emprunter le carbone qui leur est nécessaire à certaines substances organiques, et, exceptionnellement, chez les végétaux renfermant de la chlorophylle ou quelques autres pigments, à ce mode général d'alimentation carbonée vient s'adjoindre la décomposition du gaz carbonique sous l'influence des rayons solaires. »

Molliard, en 1907, par une méthode très ingénieuse de cultures pures, constate l'utilisation de certains hydrates de carbone, mais les acides malique, oxalique, citrique et tartrique, à des concentrations variant entre $0^{gr},50$ et 1 gramme p. 100, ont arrêté toute germination. Nous sommes, dit ce savant, « en présence de substances qui ne peuvent jouer à l'état isolé le rôle d'aliment ».

Je passe rapidement sur ces travaux qui n'ont, pour moi, qu'une minime importance documentaire. En effet, ou bien ils ont été effectués avant l'ère pastorienne, c'est-à-dire dans des conditions expérimentales non aseptiques ; ou bien les acides organiques n'y sont étudiés que très accessoirement. Il en est tout autrement du celui de Mlle Promsy qui, ayant pour titre : « Du rôle des acides dans la germination », comprend une étude remarquable sur l'assimilation des acides organiques, mais durant la germination des graines. Aussi, vais-je l'analyser avec détails, du moins exposer les faits qui ont une relation avec mon sujet. Dans le premier chapitre de sa si intéressante thèse, Mlle Promsy, 1912, détermine l'influence de l'acidité externe (c'est-à-dire l'acidité du milieu dans lequel sont placées les graines) sur la germination de graines de fruits acides : Tomate, Piment, Courge, etc. ; et des graines de fruits à péricarpe sec : Lupin, Lentille, Fève, Blé, Maïs, etc. Le substratum employé est du sable de Fontainebleau humecté avec les solutions des acides organiques suivants : acétique, citrique, tartrique, oxalique et malique dont les concentrations varient entre $0^{gr},50$ et $2^{gr},50$ p. 1000.

Toutes les expériences sont conduites d'une façon rigoureusement aseptique et Mlle Promsy a constaté que les acides organiques, chez les graines de fruits charnus :

1° Accéléraient la germination ;

2° Augmentaient le poids sec ;

3° Augmentaient la turgescence ainsi que leurs sels, mais ceux-ci ne modifient pas le poids sec ;

4° Prolongeaient leur action pendant une grande partie de la durée du développement de la plante.

Chez les graines de fruits à péricarpe sec, les résultats obtenus sont moins constants. La germination est tantôt gênée et tantôt, au contraire, accélérée, sans pouvoir établir aucune relation entre ces actions si diverses et la composition de la graine, la famille végétale.

L'influence de l'acidité intérieure sur la germination constitue le deuxième chapitre. Pour obtenir cette acidité, les graines stérilisées sont plongées dans des solutions acides et semées, toujours dans du sable de Fontainebleau arrosé exclusivement avec de l'eau pure. Dans ces conditions, les graines de fruits acides, seules étudiées, ont retiré de cette prise d'acides un bénéfice appréciable.

Dans un troisième chapitre, l'action de l'acidité extérieure a été déterminée dans des milieux nutritifs divers : terreau et sable, additionnés de solutions minérales définies, dont le Knop qui seul m'intéresse. Au début de la germination (graines de Courge et de Tomate), les acides ajoutés au Knop ont produit un effet favorable, bientôt suivi d'une action défavorable : les poids frais et secs ont diminué sensiblement ainsi que les rapports entre les poids frais et secs.

Le quatrième chapitre est consacré à l'acidité intérieure des plantules. Dans les milieux non nutritifs, cette acidité a tantôt augmenté, tantôt diminué, selon, d'une part, la nature des acides, et, d'autre part, l'espèce de graine. En présence de Knop, les acides ont provoqué une augmentation de l'acidité interne chez la plantule (Tomate).

L'absorption des acides organiques par la voie radiculaire est nettement établie dans le cinquième chapitre. Une diminution dans la teneur en acide des solutions mises au contact des graines en germination a été, en effet, constatée.

Le chapitre sixième comporte l'étude de la respiration des graines qui ont absorbé des solutions acides. Tous les acides élèvent le quotient respiratoire, mais l'intensité est tantôt augmentée, tantôt diminuée.

En résumé, de toutes ses recherches sur la graine, Mlle Promsy est amenée à envisager deux modes d'action de l'acide : il y aurait, d'une part, une action directe qui proviendrait, peut-être, de la transformation des acides en hydrate de carbone sous l'influence de la lumière et une action indirecte qui s'exercerait en accélérant la transformation des matières de réserve.

PLAN

D'après l'historique précédent, il est facile de se rendre compte que la nutrition carbonée des plantes vertes à l'aide des acides organiques n'a guère beaucoup préoccupé les phytophysiologistes : le champ des expériences s'ouvrait donc largement à moi.

Cette partie de mon travail se divisera en cinq chapitres :

Le premier comprendra l'exposé détaillé de la technique, assez délicate, suivie dans ces recherches.

Dans les deuxième, troisième et quatrième, j'indiquerai les résultats obtenus respectivement avec les acides, les sels acides et les sels neutres potassiques. Ces chapitres se diviseront semblablement en paragraphes dont je vais rapidement, après la présentation du dernier chapitre, esquisser la teneur. J'exposerai également les considérations, logiques me semble-t-il, sur lesquelles je me suis appuyé pour les ordonner comme ils le sont.

Le cinquième chapitre comprendra deux paragraphes : le premier concernera l'influence, au point de vue morphologique, des milieux organiques sur le Radis ; dans le second, je résumerai les actions comparées des acides libres, des sels acides, des sels neutres de potassium sur le rendement, la turgescence et l'acidité relative.

Si les acides organiques, libres ou combinés, dont j'étudie l'action, ajoutés au liquide de Knop, sont des aliments carbonés pour la plante, celle-ci retirera de leur absorption radiculaire un développement bien supérieur à celui que produira une solution de Knop seule, considérée comme témoin. Il faudra, pour vérifier ce fait, connaître les poids secs (accessoirement les poids frais et les cendres) des récoltes obtenues, d'une part, dans les milieux organiques, d'autre part, dans celui de Knop et les comparer.

Le premier paragraphe sera, dès lors, consacré à la détermination de ces divers poids. Mais, bien que la comparaison des poids secs trouvés dans les deux séries de milieux précédents soit, comme je l'ai constaté, tout à l'avantage des milieux organiques, il y a lieu, néanmoins, de se demander si la fonction chlorophyllienne n'en est pas l'unique cause : elle pourrait très bien, en effet, être excitée par la simple présence des acides organiques. Aussi, pour être exactement fixé sur ce point, j'ai fait des cultures en air confiné. Dans ces conditions, la plante n'a plus à sa disposition que le carbone des acides organiques (1). J'aurai donc à passer en revue les résultats des cultures à l'air libre et en air confiné, ce qui formera deux divisions distinctes de ce paragraphe.

Pour effectuer toutes ces nombreuses cultures, j'ai d'abord utilisé, comme substratum, la pierre ponce que j'ai considérée, pendant la première année de mes expériences, comme le substratum idéal. Mais je me suis ensuite aperçu qu'elle possédait, vis-à-vis de presque tous les acides libres et demi-combinés, un pouvoir catalytique assez énergique. J'ai donc dû rechercher d'autres milieux solides ; mon choix s'est arrêté sur le sable de Fontainebleau et l'ouate hydrophile, qui m'ont donné pleine satisfaction. Ils m'ont, en outre, prouvé que si les rendements fournis par la pierre ponce sont entachés d'une erreur en trop, du fait de l'acide carbonique dégagé et assimilé, leur interprétation n'a rien perdu de leur exactitude au point de vue général : j'aurai donc à les discuter. Ceci admis, chacune des deux divisions précédentes du paragraphe devra donc se scinder en autant de parties qu'il y a de substrata utilisés : ponce, sable, ouate.

---

(1) Et celui de l'acide carbonique qu'elle rejette elle-même par la respiration; mais, comme l'a bien démontré Molliard, et comme je l'ai constaté moi-même, cette source de carbone n'augmente pas le poids sec.

Après avoir ainsi démontré par ces nombreux essais l'absorption et l'assimilation des acides par la plante, il était intéressant de se rendre compte de leur action sur le chimisme du suc cellulaire. C'est dans ce but que j'ai déterminé les acidités internes des pieds qui se sont développés dans les milieux organiques et témoins. Ces recherches constitueront le deuxième paragraphe dont la disposition sera la même que celle du premier.

Renseigné maintenant sur les changements apportés dans la constitution du suc cellulaire, au point de vue de son acidité résultante, il était assez naturel de penser que les échanges respiratoires devaient être aussi modifiés. L'étude de ces modifications, dans l'obscurité et à la lumière, fera l'objet du troisième paragraphe.

Comme je l'ai déjà dit, l'ordonnance des deux autres chapitres sera entièrement calquée sur celle du premier, mais le troisième concernera uniquement l'action des sels potassiques acides et le quatrième l'influence des sels neutres.

La partie expérimentale proprement dite de mon travail sur les Phanérogames se termine avec ce dernier chapitre. Les résultats obtenus, nombreux et intéressants, ont démontré que les acides organiques apportaient de grands changements dans les fonctions physiologiques de la plante. Mais, comme la morphologie est intimement liée à la physiologie, on peut prévoir dans celle-là quelques variations de caractères, que j'exposerai dans le premier paragraphe du cinquième chapitre. Les actions isolées de chaque acide, de chaque sel acide et neutre sur le Radis, étant ainsi bien déterminées, il est utile maintenant de savoir comment se comportent comparativement l'ensemble des acides libres, l'ensemble des sels acides et l'ensemble des sels neutres. Cette étude comparative formera le deuxième paragraphe.

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUE

1° *Choix de la plante, sujet d'expérience.* — Toute plante, dans les conditions où elle est placée et que je préciserai plus loin, ne peut être employée pour ce genre de recherches. Il faut, en effet, que sa graine, de préférence sans albumen, se stérilise rigoureusement, sans nuire à sa germination ; que son développement se fasse assez rapidement, mais toutefois sans atteindre des dimensions disproportionnées avec la grandeur du vase, relativement petit, dans lequel elle est renfermée. En outre, il est indispensable que son poids sec, obtenu à la récolte, soit suffisamment appréciable.

Toutes ces nombreuses exigences expérimentales font que peu de plantes soient utilisables, et, parmi elles, le Radis (*Raphanus sativus*, L.), variété ronde, rose à bout blanc, est certainement une des plus avantageuses : c'est donc lui que nous adopterons.

2° *Triage des graines de Radis.* — Dans le cours de ce travail, nous serons amenés à comparer, entre eux ou avec ceux des milieux témoins, les poids secs des pieds récoltés dans les divers milieux organiques. Pour effectuer ces comparaisons d'une façon exacte, il faudrait partir de plantules ayant rigoureusement le même poids sec. Cette condition est évidemment irréalisable, mais on peut s'en approcher pratiquement d'assez près et connaître le degré d'approximation. Pour cela, on choisit à la balance de précision les graines de Radis dont le poids est supérieur à 12 milligrammes et inférieur à 14. Dans ce lot, ainsi obtenu, nous prélevons, au hasard, quinze séries de trois échantillons (1) que nous pesons.

La plus grande différence de poids constatée entre ces séries est de $3^{\text{mgrs}},5$, ce qui correspond à une moyenne de $1^{\text{mgr}},2$ entre chaque graine. Si maintenant nous débarrassons ces graines de leur tégument, opération facile après une macération dans l'eau distillée pendant quelques heures et que nous déterminions les poids totaux des trois plantules desséchées à 105°, appartenant aux graines des mêmes triades précédentes, on constate que celles-ci diffèrent entre elles de 6^{mgrs},6 au maximum, ce qui entraîne pour chaque plantule un écart de 2^{mgrs},2 en plus. Nous pouvons donc, en procédant ainsi, comparer entre eux ou avec ceux des milieux témoins, les poids secs des pieds récoltés, avec une approximation connue et suffisante de 2 milligrammes. Le poids moyen d'une plantule desséchée est de 10^{mgrs},3.

---

(1) Le poids sec moyen des pieds récoltés est également déterminé sur une série de trois échantillons.

3° *Stérilisation des graines de Radis.* — Les graines de Radis, par groupes de cinquante environ, sont mises dans un tube à essai stérilisé, dans lequel on verse 10 à 15 centimètres cubes d'alcool absolu. Ce tube bien bouché avec la pulpe du pouce, préalablement lavé, est agité énergiquement pendant une minute. Cette opération très importante a surtout pour but de « décaper » le tégument de la graine en dissolvant l'enduit, probablement cireux, qui le recouvre et auquel adhèrent fortement les germes que l'on veut précisément éviter. Cet enduit, un peu hydrofuge (1), annihilerait, ou, tout au moins, atténuerait fortement l'action consécutive, si brève, de la solution aqueuse de sublimé. L'alcool absolu est alors décanté et remplacé par 10 à 15 centimètres cubes de solution aqueuse de sublimé corrosif au 1/100^{e}. Après une nouvelle agitation durant une minute, le liquide est rejeté et on ajoute aussitôt de l'eau redistillée (2) stérile. Ce lavage aqueux, qui exige le même temps que les traitements précédents, est renouvelé dix fois de suite ; puis, les graines sont transvasées dans un autre tube stérilisé, bouché à l'ouate. Dès lors, comme la quantité de sublimé qui peut rester encore dans le tégument est infinitésimale, si tant il en reste, les lavages aqueux sont espacés de dix minutes pendant la première heure, de quinze pendant la deuxième et enfin de trente minutes durant la troisième.

---

(1) En effet, les graines lavées à l'alcool et plongées dans l'eau se gonflent immédiatement et doublent leur volume en quelques heures, tandis que celles qui n'ont pas subi ce traitement mettent plus de vingt-quatre heures pour arriver au même résultat. L'existence de cet enduit est encore prouvé très facilement, en lavant à l'alcool une certaine quantité de graines ; après filtration et évaporation de la liqueur, il reste un léger résidu, insoluble dans l'eau, à aspect cireux.

(2) Redistillée dans un appareil en verre. Je n'ai utilisé que cette eau pour toutes mes expériences.

4° *Ensemencement des graines. — Repiquage des plantules.* — La dernière eau étant en grande partie éliminée, au moyen d'un fil de platine dont l'extrémité est enroulée en spirale conique, comprenant trois ou quatre spires, on prend, comme avec une cuiller, les graines une à une. Chacune d'elles est déposée sur un lit d'ouate humide renfermée dans un tube à pomme de terre, bouché au coton et dont la partie inférieure est garnie d'eau distillée : le tout est, au préalable, stérilisé à l'autoclave. Toutes ces opérations, comme les suivantes, sont conduites avec toute la minutie recommandée en bactériologie.

Les graines ne tardent pas à germer, sauf quelques-unes qui ont été tuées pendant la stérilisation ou qui sont mauvaises. Lorsque la radicule a atteint une longueur de un centimètre environ, ce qui demande deux ou trois jours, on repique les plantules à l'aide d'un crochet en fil de platine, chacune dans un tube dit « à culture », renfermant le substratum imprégné de solution nutritive additionnée ou non d'acide organique, le tout toujours soigneusement stérilisé.

Lorsque toutes ces manipulations sont exécutées avec beaucoup de soin, les contaminations sont assez rares. On peut même les réduire à 2 ou 3 p. 100, si l'on repique la plantule débarrassée du tégument de la graine, auquel adhèrent parfois des germes qui ont échappé à l'action du sublimé.

5° *Description du tube « à culture ». — Milieux nutritifs employés. — Préparation des tubes « à culture ». — Exposition des plantes.* — Le tube « à culture », dans lequel la plantule va se développer, a la forme indiquée par la figure 1. Son volume est de 300 centimètres cubes environ, sa hauteur totale de 25 centimètres et son diamètre de 5. Le goulot, long de 5 centimètres, est bouché avec de l'ouate peu serrée et recouvert d'un capuchon de verre.

Le milieu de culture, de beaucoup le plus employé, est celui de Knop, dont la formule est la suivante :

Azotate de calcium	1 gramme.
— de potassium	0gr,25

Phosphate acide de potassium	0gr,25
Chlorure de potassium	0gr,25
Sulfate de magnésium	0gr,25
Solution de sulfate ferreux au 1/100e	II gouttes.
Eau redistillée	1 litre.

additionné des acides organiques libres ou de leurs sels potassiques, dans des proportions telles que volumes égaux renferment rigoureusement, pour la même série d'expériences, le même poids de carbone.

Pour l'acide oxalique, libre et combiné, afin d'éviter sa précipitation, j'ai préparé un milieu sans calcium dont voici la composition :

Azotate de potassium	0gr,50
Phosphate acide de potassium	0gr,25
Chlorure de potassium	0gr,10
Sulfate de magnésium	0gr,20
Solution de sulfate ferreux au 1/100e	II gouttes.
Eau redistillée	1 litre.

Mais cet acide, même combiné (1), se décompose avec une si grande facilité, en présence de n'importe quel substratum, qu'au bout de quelques semaines d'exposition à l'air, il a complètement disparu de ses solutions. En raison de ce fait, je n'ai pas cru devoir indiquer les résultats qu'il m'a donnés.

Des milieux témoins sont faits avec du Knop seul ou additionné de glucose, d'une part et de quelques sels de potassium, chlorure ou sulfate (2), d'autre part. Les poids de ces corps sont calculés de façon que le glucose ait même teneur en carbone que les acides et les composés potassiques, même teneur en métal que les sels organiques. Et cela, dans le dernier cas, afin de se rendre compte, aussi exactement que possible, de l'influence de l'apport potassique des combinaisons organiques.

Comme substrata, j'ai d'abord adopté la pierre ponce, puis le sable de Fontainebleau lavé aux acides minéraux et l'ouate débarrassée de ses impuretés par plusieurs traitements à l'eau redistillée bouillante.

Voyons maintenant comment les tubes « à culture » sont garnis pour recevoir la plantule. Dans chacun d'eux, on introduit 120 centimètres cubes de ponce ou de sable, on les passe ensuite au four de Pasteur. Après refroidissement, on ajoute 50 centimètres cubes de milieu à essayer pour la pierre ponce et 40 centimètres cubes seulement pour le sable. Ces volumes, déterminés par des essais préliminaires, sont entièrement absorbés par ces substrata, surtout après la stérilisation à l'autoclave à laquelle sont soumis tous les tubes. On obtient ainsi pour la culture du Radis, surtout avec la ponce, des milieux solides bien humectés, dans lesquels les racines se développent aisément. Comme le sable se tassait et aurait pu opposer une trop grande résistance à la pénétration des radicelles, immédiatement avant le repiquage des plantules, j'ai percé un trou central, aussi profond que possible, à l'aide d'une tige de fer stérilisée. Quant à l'ouate, quatre grammes suffisaient pour absorber 50 centimètres cubes de liquide nutritif. Détail important à relater, toujours pour faciliter l'accroissement des racines, l'ouate était utilisée sous forme de bandes de deux centimètres de largeur et placées circulairement contre la paroi du tube les unes sur les autres, de manière à ménager au centre un espace libre intéressant toute la hauteur de ce substratum.

---

(1) L'oxalate neutre est cependant beaucoup plus stable.

(2) Ces sels ont été choisis parce que le chlore est, à ces doses, indifférent au point de vue nutritif, et l'acide sulfurique, par contre, un excellent aliment.

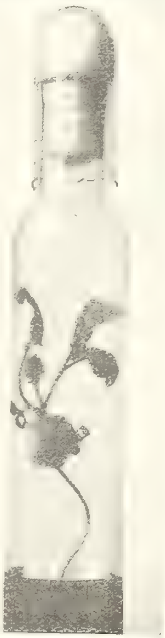


Fig. 1. — Tube « à culture » avec substratum ouate, dans lequel se trouve un pied de *radis*.

Des cultures en air confiné, à l'abri de l'acide carbonique de l'air, étant nécessaires pour bien mettre en évidence l'action revenant uniquement aux acides absorbés par la voie radiculaire, comme je l'ai constaté, il suffisait pour les obtenir, de repousser simplement le tampon de coton dans l'intérieur du goulot et d'obturer hermétiquement celui-ci avec un bon bouchon de liège paraffiné. Puis, avec un pinceau, on déposait dans la rainure formée par le bouchon et le goulot, une couche épaisse de paraffine liquéfiée. Dans ces conditions, la plante n'avait plus à sa disposition, comme source de carbone étrangère aux acides organiques, que celui qu'elle rejette elle-même par sa respiration, à l'état d'acide carbonique et qui ne peut augmenter son poids sec.

Aussitôt ensemencés, les tubes dont le coton est préservé contre la pluie par le capuchon de verre, sont tous placés à la même exposition, à l'air libre, contre un mur regardant le nord. Les plantes recevaient ainsi une belle lumière diffuse, mais le soleil ne les frappait jamais directement. La partie du tube renfermant le substratum était, de plus, garnie de papier noir qui réalisait autour des racines une obscurité assez parfaite.

6° *Détermination de la toxicité des acides organiques. — Leurs concentrations adoptées.* — J'ai dû, avant tout, ce qui a exigé de nombreux essais préliminaires, déterminer les doses toxiques en milieu Knop pour chacun des acides organiques, afin de me placer dans des conditions favorables pour le développement de la plante. Ces essais, effectués en 1910, avec la ponce comme substratum, m'ont appris qu'il ne fallait pas dépasser, pour beaucoup d'entre eux (1), la dose de 3 grammes p. 1000, sauf pour l'acide oxalique qui était encore nuisible à 1gr,50 p. 1000.

Les milieux organiques d'une même série, renfermaient tous, je le répète, rigoureusement la même quantité de carbone. Les diverses séries sont caractérisées par les concentrations suivantes : le 1/200e, le 1/100e et le 1/50e des poids moléculaires des acides par litre, sauf pour les acides citrique et oxalique dont les doses (2) étaient respectivement les deux tiers et le double des précédentes. Ces dilutions, pour la plupart équimoléculaires, avaient comme avantages, non seulement d'offrir à la plante une même quantité de carbone, mais encore de posséder des pouvoirs osmotiques et des acidités égales, conditions physico-chimiques importantes à considérer dans de telles recherches. Cependant je crois être le premier qui les ait réalisées systématiquement pour les essais de nutrition des composés organiques en général. Voici d'ailleurs, en un tableau, les traductions en grammes p. 1000 des concentrations utilisées, y compris celle du glucose :

---

(1) Ces acides peuvent être classés ainsi, par ordre de toxicité décroissante : succinique, malique ou citrique, tartrique, oxalique.

(2) L'acide citrique est, en effet, un acide en C^6 et l'acide oxalique un acide en C^2, tandis que les autres sont en C^4.

	1re série.	2e série.	3e série.
Acide malique	0,67	1,34	2,68
— tartrique	0,75	1,50	3
— succinique	0.59	1,18	2,36
— citrique + H^2O	0,70	1,40	2,80
— oxalique + $2H^2O$	1,26	2.52	»
Glucose + H^2O	0,66	1,32	2,64

7° *Préparation des sels acides et neutres de potassium ainsi que de leurs milieux.* — Les sels acides et neutres ont été préparés en ajoutant aux quantités précédentes d'acides, dissous dans très peu d'eau, des proportions, préalablement déterminées, d'une solution de potasse pure. Cette solution doit être suffisamment concentrée pour que le volume total, après neutralisation convenable, ne dépasse pas, pour chaque tube, 25 centimètres cubes pour la ponce ou l'ouate et 20 centimètres cubes pour le sable. On parfait ces volumes avec de l'eau redistillée et il ne reste plus, pour constituer définitivement les milieux, qu'à ajouter 25 ou 20 centimètres cubes de Knop d'une concentration deux fois plus forte que celle donnée plus haut. J'exprimerai les concentrations de ces sels en poids d'acide qu'ils renferment.

8° *Récolte des pieds de Radis. Leurs poids frais et sec. Dosage de l'eau et des cendres.* — Les récoltes ont été faites au bout de 45, 50 ou 60 jours de végétation ; la durée exacte de chacune d'elles sera d'ailleurs indiquée avec les résultats obtenus. Les pieds de Radis avaient à ces époques, en air libre, dix centimètres de hauteur environ et six feuilles bien vertes ; en air confiné ils étaient beaucoup moins développés. Je reviendrai d'ailleurs sur leurs caractères morphologiques.

Pour retirer la plante du tube, il suffisait de la saisir à l'aide d'une longue pince : je me suis toujours servi d'une grande pince à forcipressure. Aucune difficulté avec la ponce ; mais avec le sable il était indispensable de bien l'humecter d'eau. Avec l'ouate, j'ai dû arracher les pieds aussi complètement que possible et les couper ensuite au niveau du collet, afin d'obtenir des échantillons comparables.

Les racines étaient lavées sous un filet d'eau, en les malaxant délicatement avec les doigts pour détacher les particules solides qui y adhéraient, puis comprimées légèrement entre des feuilles de papier buvard jusqu'à disparition de toute trace d'humidité extérieure. Les pieds, renfermés aussitôt dans un tube en verre bouché à l'émeri, étaient alors pesés sur la balance de précision par série de trois. Le tiers de ces poids donnait le poids frais moyen du pied.

Le poids sec moyen était ensuite déterminé après une dessiccation à 105° pendant quarante-huit heures.

En possession des poids frais, P, et sec, p, du pied moyen, il est facile de connaître la proportion d'eau qu'il renferme. Je la rapporterai, afin de mieux fixer les idées sur le degré de turgescence du végétal, à un gramme de poids sec : il suffit d'appliquer la formule $\frac{P-p}{p}$.

Les cendres ont été obtenues par calcination des pieds secs, dans une capsule en platine, à une température aussi peu élevée que possible : j'ai opéré, dans ce but, avec une lampe à alcool.

9° *Détermination des diverses acidités végétales : acidité relative, acidité combinée et acidité totale.* — Berthelot et André ont montré « qu'il n'existe aucune relation entre la dose totale des acides végétaux contenus dans une plante, à l'état libre ou combiné et le titre acidimétrique des sucs extraits de ses différentes parties ». Mais on peut obtenir des résultats très approchés, disent-ils, en prenant le titre alcalimétrique des cendres obtenues par l'incinération d'un poids connu de matière sèche et en lui ajoutant le titre acidimétrique du suc. Autrement dit, la teneur en acides totaux d'une plante est très approximativement égale à l'acidité relative (acides libres et demi-combinés) plus l'alcalinité des cendres (acides combinés).

Afin de ne préjuger en rien de la nature de ces acidités, je les exprimerai en centimètres cubes de solution cinquantième normale $\left(\frac{N}{50}\right)$ de soude pour un gramme de poids frais.

L'acidité relative est dosée en broyant, dans un mortier en verre, un pied de Radis bien lavé, dont on connaît le poids frais, avec un peu d'eau distillée neutre et de sable siliceux pur. La bouillie ainsi obtenue est diluée et transvasée dans une capsule en porcelaine ; on rince ensuite convenablement le mortier de façon à parfaire le volume de 40 centimètres cubes environ. Puis l'on porte la capsule au bain-marie bouillant pendant quinze minutes et l'on filtre sur un tampon de coton (1) qu'on lave à l'eau distillée chaude et neutre. Le filtrat obtenu ainsi avec le Radis est le plus généralement incolore et limpide, aussi se prête-t-il parfaitement au dosage acidimétrique en présence de la phtaléine.

La détermination de l'alcalinité des cendres s'effectue de la façon suivante : connaissant le poids frais du végétal, on le dessèche et on le calcine (2) (les sels organiques sont transformés en carbonates et alcalis libres) ; les cendres sont délayées dans une petite quantité d'eau distillée neutre et on ajoute un excès connu de solution sulfurique $\left(\frac{N}{50}\right)$, soit A centimètres cubes. On porte à l'ébullition pendant quelques minutes et on détermine l'acide sulfurique libre au moyen d'une solution de soude $\left(\frac{N}{50}\right)$, soit B le nombre de centimètres cubes trouvé : (A—B) est, en centimètres cubes de soude $\left(\frac{N}{50}\right)$, l'acidité combinée.

Quant à l'acidité totale, il suffit, pour la connaître, d'additionner les deux acidités précédentes.

On rapporte ensuite toutes ces données à un gramme de poids frais.

10° *Échanges gazeux à l'obscurité : coefficient et intensité respiratoires.* — Les échanges gazeux ont été étudiés par la méthode de Bonnier et Mangin, devenue si classique qu'il serait superflu de la décrire. Disons seulement qu'elle consiste à analyser, au début et à la fin de l'expérience, l'atmosphère dans laquelle se trouve la plante. Soumise tout récemment par Maquenne et Demoussy à une vérification très approfondie, ces auteurs la considèrent comme susceptible de fournir des nombres comparatifs utilisables. Je n'ai pas omis de rapporter les quantités d'acide carbonique et d'oxygène à une proportion d'azote égale à la proportion finale. La respiration produite par le pied entier s'est prolongée durant vingt-quatre heures. Ce laps de temps, nécessaire pour obtenir un changement appréciable de l'air confiné, dont le volume était de 30 centimètres cubes, c'est-à-dire en rapport avec les grandes dimensions du végétal, peut paraître exagéré, mais en réalité la plante n'en souffre pas. J'ai remarqué que l'acidité relative dosée après la respiration était, en général, très diminuée et même, dans quelques cas, transformée en une légère alcalinité. Astruc avait déjà signalé ce fait chez les Crassulacées après huit heures d'exposition à l'obscurité.

---

(1) Lavé à l'éther et à l'eau chaude.

(2) J'ai utilisé les cendres précédemment obtenues.

L'énergie respiratoire peut être mesurée par le volume, en centimètres cubes, de l'acide carbonique dégagé, n, ou de l'oxygène absorbé, n', par un gramme de poids frais pendant une heure. Certains auteurs, se basant sur des expériences assez récentes qui prouveraient que l'acide carbonique peut avoir au moins une double origine, préfèrent l'exprimer en oxygène ; d'autres continuent à la représenter en acide carbonique. Je la calculerai des deux façons, ce qui est facile, connaissant la proportion p. 100, m et m', de chacun des deux gaz après la respiration ; le volume de l'atmosphère confiné, v ; le poids frais du pied, p ; et t, la durée de l'expérience. Il suffit d'appliquer les formules suivantes :

$$n = \frac{10\,mv}{tp} \qquad n' = \frac{10\,m'v}{tp}.$$

11° *Analyse de l'air confiné des tubes « à culture ».* — Molliard a indiqué, dans son travail sur « L'action morphogénique de quelques substances organiques », un procédé très ingénieux pour effectuer des prises de gaz dans les cultures en air confiné. En raison du grand nombre de tubes en expérience, qu'il aurait fallu boucher avec des bouchons en caoutchouc traversés par des tubes de verre recourbés, ce procédé devenait un peu trop onéreux et encombrant à employer. Voici le moyen simple que j'ai utilisé : à l'une des extrémités d'un tuyau en caoutchouc de 0m,50 environ de longueur et d'un diamètre intérieur un peu inférieur à celui du goulot des tubes « à culture », on fixe définitivement et solidement un tube de verre épais à deux courbures. L'autre extrémité est adaptée successivement au goulot des vases « à culture » dont on veut analyser l'air. On a pris la précaution, après le repiquage des plantules, de fermer hermétiquement ces vases avec des bouchons en liège assez gros pour que la moitié seulement soit incluse dans le goulot et, au moment de la prise de gaz, de tailler l'autre moitié en double biseau, afin d'éviter l'occlusion complète du tube en caoutchouc. Dès lors, le tube « à culture » étant couché horizontalement et l'appareil maintenu vertical, on remplit entièrement ce dernier avec du mercure de façon à ne pas y laisser d'air. On bouche ensuite avec le doigt le tube de verre que l'on plonge dans une cuve à mercure, au-dessous d'une éprouvette pleine de ce métal et renversée. Puis l'on chasse le bouchon de son goulot en effectuant sur lui des pressions digitales. Le mercure coule alors dans le tube « à culture » en déplaçant l'air confiné qui se dégage dans l'éprouvette. On peut activer le dégagement en comprimant énergiquement et par saccades le tube en caoutchouc, ce qui produit un brassage de l'air.

CHAPITRE II

NUTRITION CARBONÉE A L'AIDE DES ACIDES ORGANIQUES

Je viens d'exposer avec détails, dans le chapitre précédent, la technique suivie dans ces recherches ; je puis maintenant faire connaître les résultats qu'elle m'a donnés avec les acides libres.

Trois substrata ont été utilisés dans tous mes essais : la pierre ponce, le sable de Fontainebleau et l'ouate hydrophile. Le premier, s'il offre de grands avantages pour la culture du Radis, a, par contre, l'inconvénient, qui de prime abord peut paraître très grave et même motiver son rejet, de produire une décomposition partielle des acides organiques en acide carbonique, dont le carbone est assimilé par les feuilles. Cet apport indirect de carbone intervient donc dans la détermination des poids secs qui se trouvent faussés. Aussi importe-t-il, avan tout, de s'assurer si les chiffres obtenus avec ce substratum et compris dans les tableaux I, II, VI et VII, qui suivent, ne sont pas entachés d'une erreur trop grande pour être acceptés tels qu'ils sont. Dans l'affirmative, d'étudier la possibilité de les rectifier. Disons de suite que l'augmentation de rendement dû à ce fait est négligeable, eu égard à la grandeur des poids secs trouvés dans les milieux organiques, et aussi, point capital, à leur notable différence avec celui du pied témoin. Dans ces conditions, il m'est permis de considérer les résultats fournis par la ponce comme parfaitement utilisables. Autrement dit, l'assimilation de cette petite quantité de carbone par la voie externe ne change pas le sens des phénomènes constatés dans le cas où cette assimilation n'intervient pas, comme cela est réalisé avec les autres substrata, le sable et l'ouate.

Il est possible, en effet, de déterminer d'une façon assez exacte l'erreur que je viens de signaler dans la fixation du poids sec de la plante. Et cela, en appliquant le raisonnement suivant : si l'on connaît la quantité de gaz carbonique produit par cette décomposition des acides durant la végétation de chaque pied et qu'on la transforme en cellulose ou amidon qui peut en résulter, on obtiendra la part approchée qui revient à cette source de carbone dans le rendement trouvé en poids sec. Je néglige la quantité de matières albuminoïdes et de cendres que ce carbone a pu, peut-être, provoquer : elle est infinitésimale. Néanmoins, si l'on veut pousser l'exactitude plus loin encore, je puis très bien tenir compte de cette augmentation possible de cendres, en comparant l'apport étranger d'hydrate de carbone au poids seul de la *matière organique sèche*, qui peut être facilement déterminé en déduisant du poids sec total de chaque pied le poids de ses cendres.

Si l'on considère la composition de l'air confiné des tubes « à culture », indiquée dans le tableau XXII, relatif aux expériences (1) faites pendant l'été de 1911 qui fut remarquablement chaud et qui produisit la plus forte altération des acides organiques, on remarque que les quantités d'oxygène dégagé, par exemple pour les concentrations égales au 1/100e des poids moléculaires, sont assez variables. L'acide succinique n'en a dégagé que très peu. Or c'est l'acide qui a donné le plus grand rendement en poids sec, ce qui permet déjà de supposer que l'acide carbonique ainsi formé dans les autres milieux n'a pas dû beaucoup influencer le développement du Radis. Mais serrons la discussion de plus près. Cet oxygène constaté en excédent dans les tubes confinés provient évidemment de l'acide carbonique dégagé par la décomposition des acides, dont le carbone a été assimilé par l'intermédiaire de la fonction chlorophyllienne, puisque, d'une part, la composition de l'atmosphère des tubes témoins, Knop et Knop glucosé, n'a pas varié et que, d'autre part, dans des tubes semblables, mais sans plante, j'ai reconnu, les années suivantes, la présence d'acide carbonique. Comme le volume d'oxygène dégagé représente un même volume d'acide carbonique absorbé, la connaissance du premier donne celle du second.

---

(1) Et pour lesquelles, ignorant encore l'action catalytique de la ponce, je n'ai pas fait d'essais pour le contrôle direct de la décomposition partielle des acides.

En possession des données fournies par le tableau XXII, il est facile de déterminer le poids d'acide carbonique dégagé pendant toute la durée de chaque culture, le tube « à culture » ayant un volume (1) de 300 centimètres cubes, et de le transformer en amidon ou cellulose (2).

Voici les chiffres calculés; je mets également en regard l'augmentation de chaque pied en *matière organique sèche* et pour les cultures en air libre et pour les cultures en air confiné.

	Poids total d'acide carbonique dégagé. Milligr.	Poids correspondant de cellulose ou amidon. Milligr.	Augmentation constatée du pied en substance organique sèche	
			en air libre. Milligr.	en air confiné. Milligr.
Acide malique	5,4	3,3	48	34,1
— tartrique	3	1,8	45,8	28,8
— succinique	1,2	0,7	47	43,4
— citrique	9	5,5	51	49,4
Knop (témoin)	»	»	**32,8**	**17**

Ces résultats prouvent bien que l'accroissement en substance organique sèche, dû à l'assimilation du carbone de l'acide carbonique dégagé par la décomposition partielle des acides organiques, a incontestablement une importance dans l'appréciation de l'action comparée des acides sur le Radis, considération secondaire. Mais, considération capitale, ce même accroissement, en air confiné surtout, devient négligeable si l'on compare les poids secs obtenus en milieux acides avec celui du milieu témoin Knop.

---

(1) Je ne tiens pas compte du volume du substratum, qui pourtant est le tiers de celui du tube.

(2) Un centimètre cube d'acide carbonique pèse 2 milligrammes et 1 milligramme d'acide carbonique peut fournir 0 milligr. 61 d'amidon ou cellulose.

On peut m'objecter que l'acide carbonique ainsi produit a pû, peut-être, en air libre, exciter l'assimilation chlorophyllienne et, en air confiné, accroître l'utilisation des acides. Mais ces objections disparaissent par le fait que les autres substrata, qui eux n'entraînent pas de décomposition chez la plupart de ces corps, donnent des résultats dont l'interprétation générale concorde exactement avec celle intéressant la ponce. Aussi cette discussion préliminaire a-t-elle surtout pour but de me permettre de tirer parti des chiffres trouvés avec les cultures de 1911, les seuls que j'ai obtenus au début de mon travail sans m'être assuré directement, par des expériences de contrôle, de l'importance de la décomposition des acides. Car, pour ceux des années suivantes, le tableau XXII indique nettement combien faibles, et partant négligeables, sont les dégagements d'acide carbonique dans les tubes sans plante, sauf pourtant pour ceux renfermant l'acide citrique.

§ 1. — INFLUENCE DES ACIDES ORGANIQUES SUR LE RENDEMENT ET LA TURGESCENCE

Les acides organiques, et leurs sels d'ailleurs, étant des agents très énergiques de plasmolyse et de turgescence, ainsi qu'il résulte des travaux de Wiesner, de De Vries, d'Aubert, il m'a paru intéressant de voir de quelle manière ils se comportent dans mes expériences. C'est ce qui m'a engagé à calculer, pour toutes les récoltes, le rapport $\frac{P-p}{p}$, dont j'ai déjà parlé et qui permet d'apprécier la teneur en eau des tissus de la plante.

Le développement de mes cultures s'étant effectué en atmosphères libre et confinée, je vais d'abord m'occuper de ce qui concerne le premier milieu gazeux.

A. — CULTURES EN ATMOSPHÈRE LIBRE.

J'exposerai, condensés dans des tableaux, les résultats obtenus.

1° Sur substratum ponce.

2° Sur — sable.

3° Sur — ouate.

1° *Cultures sur ponce.* — Le tableau I mentionne les résultats des recherches poursuivies pendant l'été 1911. Les concentrations des acides sont, dans une première série d'essais, le 1/100e de leurs poids moléculaires et dans une seconde le 1/50e, sauf pour l'acide citrique. Mais, je le répète, tous les milieux de la même série renferment la même quantité de carbone et possèdent une égale acidité. Ces conditions se trouveront désormais toujours réalisées. La durée de la végétation est de soixante jours.

TABLEAU I.

Rendement et turgescence de Radis cultivés, en 1911, *dans les milieux « acides » et sur* ponce.

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION p. 1000 (en grammes).	POIDS MOYEN (en milligr.)			$\frac{P-p}{p}$	CONCENTRATION p. 1000 (en grammes).	POIDS MOYEN (en milligr.)			$\frac{P-p}{p}$
		du pied		des cendres du pied.			du pied		des cendres du pied.	
		frais.	sec.				frais.	sec.		
Knop (témoin)....	»	**899**	**42,5**	**9,7**	**20,1**	»	**899**	**42.5**	**9,7**	**20,1**
Knop glucosé.....	1,32	1141	54,6	13,4	19,9	2,64	1334	82,5	14,8	15,2
Acide malique....	1,34	1221	61	12,9	19	2,68	1155	85,6	15,4	12,5
— tartrique....	1,50	811	58,5	12,7	12,8	3	322	37,4	8	7,6
— succinique..	1,18	1052	61,1	14,2	16,2	2,36	1212	71	14	16,1
— citrique	1,40	1235	64	12,8	18,3	2,80	1268	64,4	15	18.8

L'acide tartrique à 3 p. 1000 s'est montré toxique, il n'y a donc pas lieu de tenir compte des chiffres correspondants.

Le tableau II relate les expériences des années 1912 et 1913 qui n'ont été faites qu'avec une seule concentration (le 1/100e du poids moléculaire). La décomposition des acides a été ici beaucoup moins accentuée que durant l'été si chaud de 1911 : l'acide succinique, en particulier, s'est comporté comme un corps stable, pour ainsi dire.

TABLEAU II.

Rendement et turgescence de Radis cultivés en milieux « acides » et sur ponce.

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION p. 1000 (en grammes).	EXPÉRIENCES DE 1912. Durée : 50 jours.			EXPÉRIENCES DE 1913. Durée : 50 jours.		
		Poids moyen du pied (en milligr.).		$\frac{P-p}{p}$	Poids moyen du pied (en milligr.).		$\frac{P-p}{p}$
		Frais.	Sec.		Frais.	Sec.	
Knop (témoin).........	»	**807**	**38**	**20,3**	**860**	**38**	**21,6**
Knop glucosé.......	1,32	839	43	18,5	943	46	19,5
Acide malique.........	1,34	1 035	50	19,7	985	46,5	20,2
— tartrique........	1,50	837	42	18,9	827	41	17,7
— succinique......	1,18	1 083	52	20	1 021	48	20,3
— citrique.........	1,40	988	49	19,2	987	47	20

2° *Cultures sur sable.* — Ces cultures ont pour but de contrôler les recherches précédentes ; le sable, en effet, ne provoque qu'une légère décomposition de l'acide citrique seul.

TABLEAU III.

Rendement et turgescence de Radis cultivés en milieux « acides » et sur sable.

MILIEUX de culture.	EXPÉRIENCES DE 1912. Durée : 50 jours.				EXPÉRIENCES DE 1913. Durée : 45 jours.			
	Concentration p. 1000 (en grammes).	Poids moyen du pied (en milligr.).		$\frac{P-p}{p}$	Concentration p. 1000 (en grammes).	Poids moyen du pied (en milligr.).		$\frac{P-p}{p}$
		Frais.	Sec.			Frais.	Sec.	
Knop (témoin)..........	»	**607**	**38**	**14,9**	»	**689**	**33,5**	**19,6**
Knop glucosé...........	1,32	1 080	71	14,2	0,66	936	48	18,5
Acide malique..........	1,34	500	41	11,2	0,67	795	41	18,4
— tartrique.........	1,50	»	»	»	0,75	190	27	6
— succinique........	1,18	864	57	14,2	0,59	925	50,5	17,3
— citrique..........	1,40	537	51	9,5	0,70	688	40	16,2

Les concentrations utilisées en 1912 étaient égales au 1/100^{e} des poids moléculaires des acides, mais, comme j'ai cru remarquer une légère action toxique générale qui m'a été revélée, non pas par les poids secs mais par les phénomènes respiratoires dont je parlerai plus loin, j'ai réduit, en 1913, les concentrations au 1/200^{e} des mêmes poids moléculaires. Néanmoins l'acide tartrique à la dose de $0^{gr},75$ p. 1 000 est encore nettement nocif; il est vrai qu'il est mortel à $1^{gr},50$ p. 1 000. La matière du substratum intervient donc dans la nocivité de cet acide, qui, avec la ponce et pour $1^{gr},50$ p. 1 000 a fourni une belle récolte. Nous retrouverons ce fait encore plus accentué avec l'ouate.

3° *Cultures sur ouate.* — Ces essais, poursuivis pendant l'année 1913, ont été un second moyen de contrôle. Les résultats obtenus constituent le tableau IV.

L'ouate est un substratum qui maintient, mieux encore que le sable, la stabilité des acides; néanmoins, l'acide citrique s'est également un peu décomposé. Au point de vue de la toxicité de ces corps, on peut remarquer qu'elle est plus accentuée qu'avec le sable. C'est ainsi que les acides malique et tartrique, pourtant employés à de petites doses, au $1/200^e$ du poids moléculaire, comme les autres d'ailleurs, sont mortels pour le Radis.

Je rappelle que les chiffres de ce tableau représentent les poids des pieds dépourvus de leurs racines.

TABLEAU IV.

Rendement et turgescence de Radis cultivés en milieux « acides » et sur ouate.

MILIEUX de culture.	EXPÉRIENCES DE 1913. Durée : 50 jours.			
	Concentration p. 1000 (en grammes).	Poids moyen du pied (en milligr.).		$\frac{P-p}{p}$
		Frais.	Sec.	
Knop (témoin)	»	**630**	**27,5**	**21,9**
Knop glucosé	0,66	971	39	23,8
Acide malique	0,67	»	»	»
— tartrique	0,75	»	»	»
— succinique	0,59	1 070	48	21,3
— citrique	0,70	1 098	57	18,3

Détermination de la stabilité des acides organiques au contact des substrata : sable et ouate. — Absorption des acides par la voie radiculaire. — Afin de me renseigner d'une manière directe sur la stabilité, en atmosphère libre, des acides organiques en présence du sable et de l'ouate, j'ai fait les essais suivants : j'ai placé, exactement dans les mêmes conditions que les autres, des tubes témoins « de culture à blanc », c'est-à-dire des tubes renfermant des milieux identiques aux précédents, mais sans plante. Leur acidité, immédiatement après stérilisation, qui est d'ailleurs la même qu'avant cette opération, comme je l'ai constaté, a été dosée avec une solution décinormale de soude, en présence de la phtaléine ; je l'appellerai « acidité initiale ». Au moment de la récolte du Radis, j'ai dosé à nouveau l'acidité, ainsi que celle des tubes avec plante, je la dénommerai « acidité finale ». Le rapprochement des acidités initiale et finale des tubes témoins, pour le même acide, me documentera sur sa stabilité pendant la durée de la végétation. De plus, si je procède à la comparaison entre les acidités finales d'un tube témoin « à blanc » et d'un même tube avec plante, la différence, si elle est notable, me permettra d'affirmer l'absorption des acides.

Ce procédé, très simple et exact, n'a pu être employé avec la ponce qui, bien que soumise, même à l'état pulvérulent, à de nombreuses lixiviations avec de l'eau chaude, ne cède que partiellement l'acide dont elle est imprégnée. J'ai constaté, en effet, une rétention de ces corps, dont la grandeur varie entre 10 et 30 p. 100. Cette « adsorption », tient à la constitution physique de la ponce et n'est pas, par conséquent, particulière à ces acides organiques.

TABLEAU V.

Acidités initiale et finale des milieux « acides » au contact du sable et de l'ouate.

MILIEUX de culture.	SUBSTRATUM OUATE.			SUBSTRATUM SABLE.		
	Acidité initiale en cent. cubes de soude $\frac{N}{10}$.	Acidité finale en cent. cubes de soude $\frac{N}{10}$.		Acidité initiale en cent. cubes de soude $\frac{N}{10}$.	Acidité finale en cent. cubes de soude $\frac{N}{10}$.	
		Tube avec plante.	Tube sans plante.		Tube avec plante.	Tube sans plante.
Knop (témoin)..........	**1,9**	**1,4**	**1,9**	**1,3**	**0,9**	**1,3**
Acide malique..........	6,9	»	6,9	5,3	2,5	5,2
— tartrique..........	6,9	»	6,8	5,3	»	5,3
— succinique.......	6,9	1,3	6,9	5,3	2,1	5,3
— citrique..........	6,9	1,2	6	5,3	2	4,8

La lecture de ce tableau permet de se rendre compte que l'acide citrique seul est instable. Il permet, en outre, de constater que ces acides organiques sont bien absorbés par les racines du Radis.

Cette absorption m'a d'ailleurs été corroborée par la méthode directe, que j'ai utilisée chez les plantes qui ont poussé dans le substratum ponce : c'était, d'ailleurs, la seule qui m'était offerte pour les raisons que j'ai exposées plus haut. J'ai broyé dans un mortier en verre, à l'aide de sable pur et d'eau, deux pieds de Radis lavés pendant une demi-heure, sous un filet d'eau et provenant du milieu tartrique. La sorte de bouillie ainsi obtenue est chauffée au bain-marie et jetée sur un filtre. Le filtrat évaporé jusqu'à réduction à 2 centimètres cubes environ est traité par le réactif à la résorcine, si sensible, de Denigès, qui m'a fourni une coloration rouge. Encouragé par ce résultat positif, j'ai soumis deux pieds retirés des autres milieux acides au même traitement préparatoire. Par les réactifs mercuriques de Denigès, l'acide citrique a été assez nettement caractérisé et l'acide malique probablement. Les pieds témoins provenant du Knop seul ou glucosé, dans les mêmes conditions, n'ont rien donné avec tous les réactifs précédents. Quant à l'acide succinique, sa recherche, à l'aide du perchlorure de fer, a été négative, mais il faut avouer qu'aucune réaction sensible de ce corps n'est encore connue.

Dans la crainte, exagérée, de ne pas avoir suffisamment lavé les plantes, j'ai procédé, de la même façon, à de nouvelles constations, d'une part avec leur partie aérienne et d'autre part avec leurs racines : j'ai obtenu les mêmes résultats positifs, mais beaucoup plus nets avec les racines qu'avec les tiges et feuilles.

Si maintenant, dans chacun des tableaux précédents relatifs aux rendements et à la turgescence, je compare les résultats trouvés en milieux acides avec ceux obtenus en milieux témoins et que je rapproche ensuite toutes ces comparaisons, on constate que celles-ci sont toutes concordantes et peuvent se résumer ainsi :

En atmosphère libre, les acides organiques étudiés, fournis au Radis comme élément carboné par la voie radiculaire et en cultures pures :

1° Sont absorbés par les racines;

2° Augmentent le poids frais, le poids sec, le poids des cendres;

3° Diminuent légèrement la turgescence;

4° Peuvent être classés, d'après leur action favorable décroissante, dans l'ordre suivant: acides succinique, citrique ou malique, tartrique;

5° Pour des concentrations équimoléculaires, leur toxicité vis-à-vis du Radis est variable selon le substratum. La pierre ponce atténuerait beaucoup plus cette propriété que le sable, et celui-ci plus que l'ouate.

B. — CULTURES EN ATMOSPHÈRE CONFINÉE.

Les expériences en atmosphère confinée, correspondant à la même année et au même substratum, ont été conduites parallèlement à celles en atmosphère libre et, par conséquent, absolument dans les mêmes conditions. Aussi, comme tout ce que j'ai dit précédemment à ce sujet est applicable ici, je serai beaucoup plus bref.

1° *Cultures sur ponce.* — Le tableau VI indique les résultats des recherches effectuées en 1911, et le tableau VII celles des années 1912 et 1913.

TABLEAU VI.
Rendement et turgescence de Radis cultivés, en 1911, dans les milieux « acides » et sur ponce.

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION p. 1000 (en grammes).	POIDS MOYEN (en milligr.)			$\frac{P-p}{p}$	CONCENTRATION p. 1000 (en grammes).	POIDS MOYEN (en milligr.)			$\frac{P-p}{p}$
		du pied.		des cendres du pied.			du pied.		des cendres du pied.	
		Frais.	Sec.				Frais.	Sec.		
Knop (témoin).....	»	**352**	**20**	**3**	**16,6**	»	**352**	**20**	**3**	**16,6**
Knop glucosé......	1,32	404	48,5	9	7,3	2,64	578	75,2	15,4	6,7
Acide malique.....	1,34	527	38,5	7,4	12,7	2,68	887	66	13,8	12,
— tartrique....	1,50	488	36,8	8	12,2	3	»	»	»	»
— succinique...	1,18	777	54,4	11	12,3	2,36	904	67,4	14,4	13,9
— citrique.....	1,40	493	58,6	9,4	7,4	2,80	794	63,6	14,9	11,1

L'acide tartrique à 3 p. 1 000 a été mortel.

TABLEAU VII.

Rendement et turgescence de Radis cultivés en milieux « acides » et sur **ponce.**

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION p. 1000 (en grammes).	EXPÉRIENCES DE 1912. Durée : 50 jours.			EXPÉRIENCES DE 1913. Durée : 50 jours.		
		Poids moyen du pied (en milligr.).		$\frac{P-p}{p}$	Poids moyen du pied (en milligr.).		$\frac{P-p}{p}$
		Frais.	Sec.		Frais.	Sec.	
Knop (témoin)	»	**90**	**9**	»	**85**	**7,7**	»
Knop glucosé	1,32	200	18	10,1	298	21	13,2
Acide malique	1,34	319	18	16,7	330	19	16,4
— tartrique	1,50	297	20	13,9	243	18	12,5
— succinique	1,18	498	27,5	17,1	423	22,3	17,9
— citrique	1,40	350	23	14,2	328	20,5	15

Les poids secs moyens des pieds provenant du Knop sont ici légèrement inférieurs au poids de la plantule, contrairement à ce qui s'est passé durant l'année 1911. Cela tient, bien certainement, à la pénurie de chaleur et partant de lumière qui a caractérisé ces deux étés. La constatation de ce fait seul met encore plus en relief l'action bienfaisante des acides et du glucose, qui s'exagérerait lorsque les conditions atmosphériques, favorables à la fonction chlorophyllienne, se trouvent moins bien réalisées. Si cette remarque était fondée, les acides offerts à la plante placée dans l'obscurité devraient compenser l'arrêt de cette fonction chlorophyllienne ; mais je n'ai pas procédé à de telles expériences, ne voulant pas placer le végétal dans des conditions par trop anormales : une plante verte maintenue à l'obscurité est, en effet, un être malade, comme le dit Charpentier.

Au moment de la récolte, les pieds témoins, qui souffraient déjà depuis quelques temps, avaient perdu presque toute leur vitalité. Aussi est-il prudent de ne pas tenir compte de la valeur du rapport $\frac{P-p}{p}$, que je n'ai pas calculé pour cette raison.

2° *Cultures sur sable.*

TABLEAU VIII.

Rendement et turgescence de Radis cultivés en milieux « acides » et sur **sable.**

MILIEUX de culture.	EXPÉRIENCES DE 1912. Durée : 50 jours.				EXPÉRIENCES DE 1913. Durée : 45 jours.			
	Concentration p. 1000 (en grammes).	Poids moyen du pied (en milligr.).		$\frac{P-p}{p}$	Concentration p. 1000 (en grammes).	Poids moyen du pied (en milligr.).		$\frac{P-p}{p}$
		Frais.	Sec.			Frais.	Sec.	
Knop (témoin)...........	»	**60**	**12**	»	»	**287**	**13,5**	**20,3**
Knop glucosé...........	1,32	105	21	4	0,66	331	18,5	18
Acide malique..........	1,34	150	23	5,	0,67	280	16	16,5
— tartrique.........	1,50	»	»	»	0,75	310	25	11,4
— succinique........	1,18	174	19	8,2	0,59	480	29	15,7
— citrique...........	1,40	149	19	6,8	0,70	340	23	13,7

L'acide tartrique a été mortel à la dose de $1^{gr},50$ p. 1 000. Les pieds témoins de l'année 1912 étaient, lors de leur récolte, sur le point de mourir, aussi le rapport $\frac{P-p}{p}$ n'a pas été déterminé.

3° *Cultures sur ouate.*

TABLEAU IX.

Rendement et turgescence de Radis cultivés en milieux « acides » et sur **ouate.**

MILIEUX de culture.	EXPÉRIENCES DE 1913. Durée : 50 jours.			
	Concentration p. 1000 (en grammes).	Poids moyen du pied (en milligr.).		$\frac{P-p}{p}$
		Frais.	Sec.	
Knop (témoin)..............	»	**125**	**8**	»
Knop glucosé..............	0,66	226	11	20,6
Acide malique.............	0,67	460	24,5	18,3
— tartrique.............	0,75	»	»	»
— succinique...........	0,59	467	24	18,4
— citrique..............	0,70	447	23	18,4

L'acide tartrique, malgré sa petite concentration, s'est montré mortel pour le Radis, et les pieds témoins se trouvaient, au moment de la récolte, dans un état de souffrance manifeste : le rapport $\frac{P-p}{p}$ n'est donc d'aucune utilité.

J'ai également déterminé les acidités « initiales et finales » des tubes « à culture » avec plante et sans plante, absolument comme en atmosphère libre. Les résultats trouvés sont absolument de même ordre général, je n'ai donc pas cru devoir les mentionner.

En procédant comme je l'ai fait en air libre, mais en ne tenant compte que des résultats normaux, je puis ainsi résumer les indications des tableaux précédents :

En atmosphère confinée, où l'acide carbonique de l'air ne peut intervenir, les acides organiques étudiés, fournis au Radis par la voie radiculaire et en cultures pures :

1° Sont absorbés par les racines;

2° Augmentent le poids frais, le poids sec, le poids des cendres;

3° Diminuent légèrement la turgescence ;

4° Peuvent être classés d'après leur action favorable décroissante dans l'ordre suivant : acides succinique, citrique ou malique, tartrique ;

5° Quant à l'influence du substratum sur leur toxicité, elle est également variable, comme en air libre, quoique moins nette.

Conclusions du premier paragraphe. — Des nombreux résultats obtenus en atmosphères libre et combinée, et dont la concordance est parfaite, je puis conclure très affirmativement, chez le Radis, à l'absorption par la voie radiculaire et à l'assimilation des acides organiques libres suivants, classés d'après leur action nutritive décroissante : succinique, citrique ou malique et tartrique.

De plus, si l'on examine les formules développées de ces corps ternaires bi-acides, il est intéressant de constater que leur nocivité est due aux groupes fonctionnels acides :

$$\mathrm{COOH - COOH} \text{ (acide oxalique),}$$

dont le pouvoir est d'autant plus atténué que leur noyau moléculaire renferme un plus grand nombre de radicaux carbures et moins de radicaux alcooliques. C'est ainsi que l'acide succinique, qui comprend seulement deux radicaux carbures, est plus nutritif que l'acide malique qui n'en contient qu'un, et celui-ci plus que l'acide tartrique qui n'en a plus. Autrement dit, afin de comprendre également dans cette constation l'acide citrique qui est tri-acide : pour la même quantité de carbone et la même acidité, conditions réalisées dans ces expériences, les acides organiques précédents sont d'autant plus favorables au Radis qu'ils sont moins oxygénés. Fait assez démonstratif, les acides citrique et malique, qui possèdent, aux doses utilisées, même teneur en oxygène, approximativement, ont souvent même action nutritive.

Quant à l'acide oxalique, si répandu chez les Phanérogames, bien que son étude n'a pû être poursuivie, à cause de ses grandes instabilité et toxicité, il n'y a pas lieu, je crois, de le considérer comme faisant exception aux autres. Je dirai même, au contraire : une pareille instabilité, qui est un grave défaut dans de telles expériences, doit être une qualité très appréciée par la plante qui en renferme. En effet, la cellule végétale possède ainsi en lui un corps très fragile qu'elle peut, plus facilement encore que les autres, disloquer et entraîner ses débris dans le cycle des transformations chimiques nécessaires à ses fonctions physiologiques. Et l'oxalate de chaux, qui est stable et si commun aussi chez le végétal, constitue probablement pour lui une réserve d'énergie qu'il n'utilisera qu'en cas d'ultime nécessité. Or, comme pareil cas ne se présente que très rarement dans la nature, on comprend facilement pourquoi ce sel organique, figé à l'état de cristaux dans la cellule et parfois abandonné par la plante, par exemple dans la chute de ses feuilles, ait été considéré comme un excreta. Évidemment ce n'est là qu'une hypothèse qui demande une vérification.

§ II. — INFLUENCE DES ACIDES ORGANIQUES SUR L'ACIDITÉ INTERNE DU RADIS

Maintenant que nous connaissons, de l'action des acides organiques sur la plante, le premier terme qui est l'absorption et le dernier qui est l'augmentation de rendement, il serait intéressant au plus haut point d'en déterminer les phases intermédiaires. Mais c'est là un problème bien complexe et non encore résolu. C'est pourquoi les hypothèses émises sur le rôle de ces acides chez les végétaux sont des plus variées. Certains auteurs prétendent qu'ils servent à neutraliser les bases du sol, d'autres croient qu'ils interviennent dans la formation des matières albuminoïdes ou des hydrates de carbone, dans la turgescence, dans la transpiration, dans l'excrétion des racines, dans l'éthérification des alcools, dans les actions diastasiques, dans les phénomènes respiratoires, enfin dans l'utilisation des sulfates et azotates absorbés. Ma préoccupation, dans ce paragraphe, sera d'étudier quels sont les changements apportés par leur absorption dans l'acidité du suc cellulaire et de déterminer les relations qui peuvent exister entre cette acidité interne et la turgescence. Déjà, De Vries et Aubert ont prétendu qu'il y avait un parallélisme direct entre l'acidité interne et la teneur en eau chez les plantes grasses ; Astruc le nie, du moins chez les Crassulacées. Mlle Promsy a trouvé chez la plantule des plantes ordinaires que ces deux facteurs variaient d'une manière inverse.

Selon l'ordre adopté dans la division de ce travail, j'exposerai d'abord les résultats obtenus avec les cultures en atmosphère libre et ensuite avec celles en atmosphère confinée. Pour chacun de ces milieux gazeux, j'indiquerai les chiffres fournis par les divers substrata : ponce, sable et ouate.

Toutes ces expériences ont été faites en même temps et dans les mêmes conditions que celles du paragraphe précédent.

Les dosages acidimétriques ont été exécutés sur un seul pied de Radis, représentant le développement moyen produit par chaque milieu. Je rappelle que cette acidité est exprimée en centimètres cubes de solution de soude au cinquantième normale et rapportée à un gramme de poids frais. Afin de faciliter la comparaison entre l'acidité et la turgescence, j'inscrirai à nouveau, dans les tableaux qui suivent, les valeurs de celle-ci.

A. — CULTURES EN ATMOSPHÈRE LIBRE.

1° *Cultures sur ponce.* — Le tableau X concerne les cultures de l'année 1911 dont la durée est de soixante jours.

Tableau X.

Acidité interne des pieds de Radis cultivés, en 1911, dans les milieux « acides » et sur ponce.

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION p. 1000 (en grammes).	ACIDITÉS (gr. frais) en sol. de soude $\frac{N}{50}$.			$\frac{P-p}{p}$	CONCENTRATION p. 1000 (en grammes).	ACIDITÉS (gr. frais) en sol. de soude $\frac{N}{50}$.			$\frac{P-p}{p}$
		Relative.	Combinée.	Totale			Relative.	Combinée.	Totale	
Knop (témoin).....	»	**0,9**	**4,1**	**5**	**20,1**	»	**0,9**	**4,1**	**5**	**20,1**
Knop glucosé......	1,32	1,5	5,4	6,9	19,9	2,64	1,6	4,5	6,1	15,2
Acide malique.....	1,34	1,7	4,3	6	19	2,68	1,7	7,4	9,1	12,5
— tartrique....	1,50	1,5	5,1	6,6	12,8	3	»	»	»	»
— succinique ..	1,18	1,9	4,9	6,8	16,2	2,36	2,1	4,6	6,7	16,1
— citrique.....	1,40	1,6	4,5	6,1	18,3	2,80	1,4	5,6	7	18,8

Tableau XI.

Acidité relative des pieds de Radis cultivés en milieux « acides » et sur ponce.

MILIEUX de culture.	EXPÉRIENCES DE 1912. Durée : 50 jours.			EXPÉRIENCES DE 1913. Durée : 50 jours.		
	Concentration p. 1000 (en gr.).	Acidité relative (gr. frais).	$\frac{P-p}{p}$	Concentration p. 1000 (en gr.).	Acidité relative (gr. frais).	$\frac{P-p}{p}$
Knop (témoin)..........	»	**0,8**	**20,3**	»	**0,9**	**21,6**
Knop glucosé...........	1,32	1	18,5	1,32	1,1	19,5
Acide malique..........	1,34	1,3	19,7	1,34	1,2	20,2
— tartrique.........	1,50	1,7	18,9	1,50	1,6	17,7
— succinique	1,18	1,3	20	1,18	1,3	20,3
— citrique..........	1,40	1,4	19,2	1,40	1,3	20

2° *Cultures sur sable.* — Les cultures sur sable (voir tableau XII) ont été faites dans le but, toujours, de contrôler les résultats obtenus avec les cultures sur ponce.

On peut remarquer que la turgescence est souvent en rapport inverse avec la toxicité des acides : c'est ainsi que l'acide tartrique, le plus nocif, déshydrate notablement la plante, avec n'importe quel substratum.

3° *Cultures sur ouate.* — Ces cultures (voir tableau XIII) ont été entreprises pendant l'année 1913 et leur durée a été de 50 jours. L'acidité relative est ici celle de la partie aérienne du pied.

Tableau XII.

Acidité relative des pieds de Radis cultivés en milieux « acides » et sur sable.

MILIEUX de culture.	EXPÉRIENCES DE 1912. Durée : 50 jours.			EXPÉRIENCES DE 1913. Durée : 50 jours.		
	Concentration p. 1000 (en gr.).	Acidité relative (gr. frais).	$\frac{P-p}{p}$	Concentration p. 1000 (en gr.).	Acidité relative (gr. frais).	$\frac{P-p}{p}$
Knop (**témoin**)	»	**1,2**	**14,9**	»	**0.8**	**19,6**
Knop glucosé	1,32	1,5	14,2	0,66	1,1	18,5
Acide malique	1,34	1,5	11,2	0,67	1,2	18,4
— tartrique	1,50	»	»	0,75	1,4	6
— succinique	1,19	1,8	14,2	0,59	1	17,3
— citrique	1,40	1,7	9,5	0,70	1,1	16,2

Tableau XIII.

Acidité relative des pieds de Radis cultivés, en 1913, *dans les milieux « acides » et sur* ouate.

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION p. 1000 (en grammes).	ACIDITÉ relative (gr. frais).	$\frac{P-p}{p}$
Knop (**témoin**)	»	**1,2**	**21,9**
Knop glucosé	0,66	1,3	23,8
Acide malique	0,67	»	»
— tartrique	0,75	«	»
— succinique	0,59	1,4	21,3
— citrique	0,70	1,5	18,3

L'examen de tous ces tableaux permet de résumer ainsi leur contenu :

Les acides organiques étudiés produisent, en atmosphère libre, sur l'acidité du suc cellulaire du Radis :

1° Une augmentation très appréciable des acidités relative, combinée et totale ;

2° Ces acidités sont le plus souvent en rapport indirect avec la turgescence.

B. — Cultures en atmosphère confinée.

1° *Cultures sur ponce.*

Tableau XIV.

Acidité interne des pieds de Radis cultivés, en 1911, dans les milieux « acides » et sur ponce.

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION p. 1000 (en grammes).	ACIDITÉS (gr. frais) en sol. de soude $\frac{N}{50}$.			$\frac{P-p}{p}$	CONCENTRATION p. 1000 (en grammes).	ACIDITÉS (gr. frais) en sol. de soude $\frac{N}{50}$.			$\frac{P-p}{p}$
		Relative.	Combinée.	Totale			Relative.	Combinée.	Totale	
Knop (témoin).....	»	**1,2**	**11**	**12,2**	**16.6**	»	**1,2**	**11**	**12,2**	**16,6**
Knop glucosé......	1,32	1.6	12,6	14,2	7.3	2,64	1,9	12,6	14,5	6,7
Acide malique.....	1,34	2,2	5,9	8.1	12.7	2,68	1,5	4,5	6	12,4
— tartrique ...	1,50	2	8,8	10.8	12,2	3	»	»	»	»
— succinique ..	1,18	3,1	8	11,1	13,3	2,36	1,9	7,4	9,3	13,9
— citrique.....	1,40	1,8	9.3	11.1	7,4	2,80	1,8	6	7,8	11,1

Tableau XV.

Acidité relative des pieds de Radis cultivés en milieux « acides » et sur ponce.

MILIEUX de culture.	EXPÉRIENCES DE 1912. Durée : 50 jours.			EXPÉRIENCES DE 1913. Durée : 50 jours.		
	Concentration p. 1000 (en gr.).	Acidité relative (gr. frais).	$\frac{P-p}{p}$	Concentration p. 1000 (en gr.).	Acidité relative (gr. frais).	$\frac{P-p}{p}$
Knop (témoin)..........	»	**1,2**	»	»	**1,1**	»
Knop glucosé..........	1,32	1,4	10,1	1,32	1,5	13,2
Acide malique..........	1,34	1,7	16,7	1,34	1,6	16,4
— tartrique.........	1,50	1,6	13,9	1,50	1,5	12,5
— succinique	1,18	1,8	17,1	1,18	1,3	17,9
— citrique..........	1,40	1,5	14,2	1,40	1,4	15

2° *Cultures sur sable.*

Tableau XVI.

Acidité relative des pieds de Radis cultivés, en milieux « acides » et sur sable.

MILIEUX de culture.	EXPÉRIENCES DE 1912. Durée : 50 jours.			EXPÉRIENCES DE 1913. Durée : 45 jours.		
	Concentration p. 1000 (en gr.).	Acidité relative (gr. frais).	$\frac{P-p}{p}$	Concentration p. 1000 (en gr.).	Acidité relative (gr. frais).	$\frac{P-p}{p}$
Knop (témoin)..........	»	**2,5**	**4**	»	**1,4**	**20,3**
Knop glucosé..........	1,32	2,6	4	0,66	1,8	18
Acide malique..........	1,34	4,1	5,5	0,67	1,7	16,5
— tartrique.........	1,50	»	»	0,75	1,9	11,4
— succinique	1,18	4,9	8,2	0,59	1,6	15,7
— citrique..........	1,40	4,6	6,8	0,70	1,8	13,7

3° *Cultures sur ouate.*

TABLEAU XVII.
Acidité relative des pieds de Radis cultivés, en 1913, *dans les milieux « acides » et sur* ouate.

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION p. 1000 (en grammes).	ACIDITÉ relative (gr. frais).	$\frac{P-p}{p}$
Knop (témoin)	»	**1,7**	»
Knop glucosé	0,66	1,8	20,6
Acide malique	0,67	2,9	18,3
— tartrique	0,75	»	»
— succinique	0,59	3	18,4
— citrique	0,70	3,1	18

En procédant comme je l'ai fait pour l'atmosphère libre, je puis résumer ainsi les résultats consignés dans les tableaux précédents :

Les acides organiques étudiés, en atmosphère confinée, produisent sur l'acidité interne du pied de Radis :

1° Une augmentation de l'acidité relative ;

2° Une diminution des acidités combinée et totale ;

3° L'acidité relative n'a plus ici, dans ses variations comparées avec celles de la turgescence, la régularité constatée en air libre.

Il est assez surprenant de trouver dans les milieux acides seulement une diminution très marquée de l'acidité combinée, alors que l'acidité relative est augmentée.

Conclusions du deuxième paragraphe. — Les acides organiques fournis au Radis par la voie radiculaire, aussi bien en atmosphère libre qu'en air confiné, augmentent l'acidité relative du suc cellulaire. Or, c'est l'acidité la plus importante à considérer car elle est la plus apte à produire des synthèses dont le végétal est le siège.

Les acidités combinées et totales sont augmentées en atmosphère libre et diminuées en atmosphère confinée : il est bien difficile d'expliquer cette différence.

L'acidité relative varie nettement et régulièrement, en atmosphère libre, en sens inverse de la turgescence.

§ III. — INFLUENCE DES ACIDES ORGANIQUES SUR LES ÉCHANCES GAZEUX

On sait, d'après les travaux de Krauss, Warburg, Purjewicz, Mangin, Gerber, Aubert, Astruc, que les acides organiques jouent un rôle important dans la respiration et que leur formation et leur destruction influent non seulement sur le quotient respiratoire, mais encore sur l'intensité des échanges gazeux.

Maquenne, le défenseur de la théorie bio-chimique, leur attribue un rôle essentiel dans la fonction respiratoire et les considère comme « des réservoirs d'oxygène combiné qui se remplissent et se vident tour à tour suivant les circonstances qui président au développement de la plante ».

Les expériences des auteurs précédents ont porté, les unes sur des plantes grasses ou fruits acides qui renferment une quantité notable d'acides organiques, les autres sur des plantes ordinaires, mais chez lesquelles on introduisait ces corps à doses massives : Mangin, en particulier, injectait des solutions à 2 ou 3 p. 100, dans les feuilles. Ici, au contraire, l'accroissement de l'acidité relative du suc cellulaire est nette, mais faible ; il était donc d'autant plus intéressant d'en rechercher les effets sur la fonction respiratoire, qui, d'après Palladine, « est le phénomène physiologique indiquant avec le plus de précision, l'activité vitale des plantes, car il est intimement lié à la plupart des réactions qui s'effectuent dans le végétal ».

Déjà Mlle Promsy, dans ses recherches sur la germination des graines, a constaté que les solutions acides faibles, de $1^{gr},50$ à 3 p. 1000, provoquaient chez celles-ci une augmentation régulière du quotient respiratoire, mais que les intensités respiratoires étaient tantôt accrues, tantôt, au contraire, diminuées.

Si je considère maintenant les échanges gazeux à la lumière, Mayer, Aubert, Gerber, Astruc et Mangin ont signalé les faits curieux suivants : les plantes grasses dégagent tantôt de l'acide carbonique ou de l'oxygène, tantôt un mélange des deux, et les plantes ordinaires injectées d'acides organiques exhalent une proportion assez forte d'oxygène.

Astruc a démontré que chez les premières, pour une même température, ces divers dégagements étaient régis par l'intensité de l'éclairement. Le dégagement d'oxygène ainsi produit viendrait de la décomposition à l'intérieur même des tissus végétaux, par la fonction chlorophyllienne, de l'acide carbonique provenant, d'une part, de la respiration et, d'autre part, de la dislocation de la molécule acide organique.

Mon but, dans ces expériences sur les échanges gazeux, est donc de vérifier, si c'est possible, par cette méthode synthétique, toutes les données que je viens d'exposer.

A. — ÉCHANGES GAZEUX DANS L'OBSCURITÉ.

Leur étude comprend la détermination du quotient et de l'intensité respiratoires de Radis développés en atmosphère libre.

1° *Cultures sur ponce.* — Les déterminations consignées dans le tableau XVIII ont été obtenues après une respiration du pied entier pendant six heures. Comme ce laps de temps m'a paru insuffisant pour modifier très nettement la composition de l'atmosphère confinée, je l'ai prolongé jusqu'à vingt-quatre heures dans toutes les autres expériences.

TABLEAU XVIII.

Quotient et intensité respiratoires de pieds de Radis cultivés, en 1911, dans les milieux « acides » et sur ponce.

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION p. 1000 (en grammes).	QUOTIENT respiratoire.	INTENSITÉ respiratoire (cent. cube gr. heure).		CONCENTRATION p. 1000 (en grammes).	QUOTIENT respiratoire.	INTENSITÉ respiratoire (cent. cube gr. heure).	
			En CO^2 dégagé.	En O absorbé.			En CO^2 dégagé.	En O absorbé.
Knop (témoin)..	»	**0,67**	**0,096**	**0,143**	»	**0,67**	**0,096**	**0,143**
Knop glucosé...	1,32	0,88	0,053	0,060	2,64	0,95	0,070	0,073
Acide malique..	1,34	0,72	0,087	0,120	2,68	0,92	0,087	0,095
— tartrique..	1,50	0,76	0,093	0,122	3	»	»	»
— succinique.	1,18	0,73	0,091	0,124	2,36	0,60	0,077	0,120
— citrique...	1,40	1,1	0,087	0,079	2,80	0,93	0,084	0,090

Tableau XIX.

Quotient et intensité respiratoires de pieds de Radis cultivés, en 1912, dans les milieux « acides » et sur **ponce.**

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION p. 1000 (en grammes).	QUOTIENT respiratoire.	INTENSITÉ RESPIRATOIRE (cent. cube gr. heure).	
			En CO^2 dégagé.	En O absorbé.
Knop (témoin)..........	»	**0,86**	**0,060**	**0,070**
Knop glucosé..........	1,32	0,95	0,058	0,061
Acide malique.........	1,34	0,92	0,053	0,058
— tartrique.........	1,50	0,94	0,046	0,050
— succinique.......	1,18	0,89	0,040	0,051
— citrique..........	1,40	0,95	0,058	0,061

2° *Cultures sur sable.*

Tableau XX.

Quotient et intensité respiratoires de pieds de Radis cultivés en milieux « acides » et sur **sable.**

MILIEUX de culture.	EXPÉRIENCES DE 1912. Durée de la respiration : 24 heures.				EXPÉRIENCES DE 1913. Durée de la respiration : 24 heures.			
	Concentration p. 1000 (en grammes).	Quotient respiratoire.	Intensité respiratoire (cent. cube gr. heure).		Concentration p. 1000 (en grammes).	Quotient respiratoire.	Intensité respiratoire (cent. cube gr. heure).	
			En CO^2 dégagé.	En O absorbé.			En CO^2 dégagé.	En O absorbé.
Knop (témoin)..	»	**0,76**	**0,045**	**0,060**	»	**0,68**	**0,048**	**0,71**
Knop glucosé...	1,32	0,91	0,063	0,070	0,66	»	»	»
Acide malique..	1,34	0,88	0,080	0,090	0,67	0,78	0,041	0,052
— tartrique..	1,50	»	»	»	0,75	»	»	»
— succinique,	1,18	0,82	0,057	0,079	0,59	0,80	0,043	0,053
— citrique...	1,40	0,92	0,077	0,084	0,70	0,84	0,046	0,055

Les chiffres de l'année 1912, intéressant l'intensité respiratoire, sont en contradiction avec ceux obtenus avec les cultures sur ponce ; celle-ci, en effet, a provoqué des intensités plus faibles que celles du milieu témoin. Soupçonnant, sur ces cultures sur sable, une action légèrement toxique, qui, comme l'on sait, a la propriété d'accroître l'intensité respiratoire, j'ai diminué, l'année suivante, de moitié les concentrations et ai alors trouvé des résultats concordants avec ceux fournis avec les cultures sur ponce et ouate.

3° *Cultures sur ouate.*

TABLEAU XXI.

Quotient et intensité respiratoires de pieds de Radis cultivés, en 1913, dans les milieux « acides » et sur ouate.

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION p. 1000 (en grammes).	QUOTIENT respiratoire.	INTENSITE RESPIRATOIRE (cent. cube gr. heure).	
			En CO^2 dégagé.	En O absorbé.
Knop (témoin)	»	**0,72**	**0,59**	**0,082**
Knop glucosé	0,66	»	»	»
Acide malique	0,67	»	»	»
— tartrique	0,75	»	»	»
— succinique	0,59	0,89	0,048	0,054
— citrique	0,70	0,84	0,048	0,057

L'examen de ces tableaux montre, avec une régularité parfaite, en faisant abstraction des chiffres relatifs au milieu sableux pour lesquels les concentrations étaient trop fortes, que les acides organiques étudiés, absorbés par la Plante et par la voie radiculaire :

1° Augmentent le quotient respiratoire;

2° Diminuent l'intensité respiratoire.

B. — ÉCHANGES GAZEUX A LA LUMIÈRE.

C'est-à-dire la détermination de la quantité d'oxygène ou d'acide carbonique dégagé dans l'atmosphère confinée des tubes avec ou sans plante pendant la durée de la culture.

Au moyen de l'appareil simple que j'ai décrit dans la partie technique de mon travail, j'ai analysé l'air confiné de tous les tubes au moment de la récolte du Radis. Pour les cultures des années 1912 et 1913, renseigné que j'étais sur l'action catalytique de la ponce vis-à-vis des acides organiques, j'ai également déterminé la composition de l'air confiné des tubes sans plante. Je pouvais ainsi me rendre compte de la stabilité ou non de ces corps, et, de plus, connaître la part afférente à leur assimilation dans les modifications de l'air confiné. Afin de ne pas compliquer outre mesure les tableaux qui suivent, au lieu de donner la composition complète de l'air confiné, je n'indiquerai que les quantités d'oxygène ou d'acide carbonique qui s'y trouvent : les seules données numériques utiles.

1° *Cultures sur ponce.* — Les résultats obtenus en 1913 sont approximativement les mêmes que ceux de l'année 1912 : il n'y a donc pas lieu de les exposer.

TABLEAU XXII.

Échanges gazeux à la lumière de Radis cultivés en milieux « acides » et sur ponce.

MILIEUX de culture.	EXPÉRIENCES DE 1911. (Durée des cultures : 60 jours.)				EXPÉRIENCES DE 1912. (Durée des cultures : 50 jours.)		
	Tubes avec plante.				CONCENTRATION p. 1 000 (en grammes)	Tubes avec plante.	Tubes sans plante.
	Concentration p. 1 000. (en gr.)	Volume d'O dégagé p. 100. (en cent. c.)	Concentration p. 1 000. (en gr.)	Volume d'O dégagé p. 100. (en cent. c.)		Volume d'O dégagé p. 100. (en cent. c.)	Volume de CO^2 dégagé p. 100. (en cent. c.)
Knop (témoin). ..	»	0	»	0	»	0	0
Knop glucosé.....	1,32	0	2,64	0	1,32	0	0
Acide malique....	1,34	0,9	2,68	1,2	1,34	0,5	0,3
— tartrique...	1,50	0,5	3,	»	1,50	0,4	0,2
— succinique .	1,18	0,2	2,36	0,3	1,18	0,08	0
— citrique....	1,40	1,5	2,80	2,5	1,40	1	0,8

On peut remarquer que la décomposition des acides dans les tubes avec plante est, en 1911, la plus forte, cela tient à ce que l'été de cette année, comme je l'ai bien souvent dit, fut tout particulièrement chaud. Dans les tubes sans plante, l'acide succinique s'est montré stable et les acides malique et tartrique très légèrement instables : ces faits concernent les années 1912 et 1913 dont les étés furent plutôt frais.

2° et 3°. *Cultures sur sable et ouate.* — J'ai réuni dans le même tableau les différents chiffres trouvés avec le sable et l'ouate.

Les cultures sur sable de l'année 1912 ont été étudiées après cinquante jours de végétation et celles de l'année 1913 au bout de quarante-cinq jours. De plus, les doses des acides organiques s'étant montrées d'abord légèrement toxiques, je les ai diminuées ensuite de moitié. Il résulte de ces différentes conditions expérimentales, auxquelles ont été soumis les corps ternaires, que la décomposition des acides malique et surtout citrique est moins forte en 1913 qu'en 1912.

Tableau XXIII.

Echanges gazeux à la lumière de Radis cultivés sur sable et ouate.

MILIEUX de culture.	CULTURES SUR SABLE						CULTURES SUR OUATE.		
	EXPERIENCES DE 1912. (Durée : 50 jours.)			EXPERIENCES DE 1913. (Durée : 45 jours.)			EXPERIENCES DE 1913. (Durée : 50 jours.)		
	CONCENTRATION p. 1 000. (en grammes.)	Tubes avec plante. Volume d'O dégagé p. 100. (en c.c.)	Tubes sans plante. Volume de CO² dégagé p. 100. (en c.c.)	CONCENTRATION p. 1 000. (en grammes.)	Tubes avec plante. Volume d'O dégagé p. 100. (en c.c.)	Tubes sans plante. Volume de CO² dégagé p. 100. (en c.c.)	CONCENTRATION p. 1 000. (en grammes.)	Tubes avec plante. Volume d'O dégagé p. 100. (en c.c.)	Tubes sans plante. Volume de CO² dégagé p. 100. (en c.c.)
Knop (témoin)....	»	0	0	»	0	0	»	0	0
Knop glucosé......	1,32	0	0	0,66	0	0	0,66	0	0
Acide malique.....	1,34	0,17	0,06	0,67	0,09	0,06	0,67	»	0
— tartrique....	1,50	»	0	0,75	»	0	0,75	»	0
— succinique ..	1,18	0	0	0,59	0	0	0,59	0	0
— citrique.....	1,40	0,67	0,41	0,70	0,5	0,57	0,70	0,9	0,53

Les acides organiques, sauf citrique, peuvent être considérés comme stables.

Dans une note communiquée à l'Académie des sciences, basée sur l'interprétation des premiers résultats obtenus avec la ponce, dont je ne soupçonnais pas encore l'action catalytique, j'avais annoncé que tous les tubes confinés renfermaient un excès d'oxygène que j'attribuais aux acides absorbés et assimilés par la plante. Cette explication me paraissait d'autant plus rationnelle qu'Aubert et Astruc, en particulier, l'avaient déjà donnée pour le même fait, constaté chez les plantes grasses et Mangin chez les plantes ordinaires injectées d'acides organiques. J'étais alors bien loin de penser que cet oxygène était la conséquence de l'assimilation de l'acide carbonique produit par la décomposition externe de ces composés ternaires. Aussi dois-je ici rectifier les conclusions de cette note, pour ce qui a trait seulement à l'origine de l'oxygène trouvé en excès dans les tubes confinés.

L'examen des tableaux précédents démontre, en effet, que les acides absorbés par le Radis et qui pourtant augmentent légèrement son acidité relative, ne changent pas, à la lumière, la composition de l'atmosphère confinée. Il n'est pas inutile de dire que Mangin, pour obtenir un dégagement d'oxygène appréciable, a dû injecter les feuilles de ses plantes avec des solutions acides très concentrées : 2 à 3 p. 100. De telles conditions expérimentales sont loin d'être réalisées ici.

Afin de se rendre bien compte de l'action nutritive générale et comparée des acides entre eux et avec le milieu témoin Knop, j'ai calculé les moyennes (pour les résultats normaux) des rendements, de la turgescence et de l'acidité relative, en atmosphères libre et confinée, indiqués dans tous les tableaux précédents et par conséquent avec tous les substrata. Voici les chiffres trouvés :

Tableau XXIV.

Moyennes générales des résultats obtenus pour chaque milieu de culture.

MILIEUX de culture.	ATMOSPHÈRE LIBRE.					ATMOSPHÈRE CONFINÉE.				
	Poids frais.	Poids sec.	Cendres.	$\frac{P-p}{p}$	Acidité relative.	Poids frais.	Poids sec.	Cendres.	$\frac{P-p}{p}$	Acidité relative.
Knop (témoin)....	**749**	**36,3**	**9,7**	**19,7**	**1**	**166**	**11,7**	**3**	**18,4**	**1,5**
Knop glucosé.....	1035	54,9	14,1	18,5	1,3	306	30,5	12,2	11,4	1,8
Acide malique....	949	54,2	14,2	16,8	1,4	422	29,3	10,6	14,1	2,2
— tartrique...	825	47,1	12,7	16,4	1,6	335	24,9	8	12,5	1,8
— succinique .	1032	55,4	14.1	17,9	1,5	532	34,8	12,7	15	2,5
— citrique....	972	53,2	13,9	17,2	1,4	414	32,8	12,2	12,4	2,3

Conclusions du premier chapitre. — Les acides organiques libres, tels que les acides malique, tartrique, succinique, citrique et très probablement oxalique, fournis au Radis comme aliment carboné par la voie radiculaire, sont absorbés par la plante. Ils provoquent chez elle, soit en air libre, soit en air confiné, où toute ingérence du carbone atmosphérique est réduite à néant, une augmentation très nette des poids frais, des poids secs, des cendres, de l'acidité relative et une diminution de la turgescence. De plus, le quotient respiratoire est accru et l'intensité des échanges gazeux atténuée.

Ces acides organiques libres sont donc bien assimilés par la plante.

Utilisés, comme ils l'ont été, à des doses telles qu'ils renferment poids égaux de carbone et la même acidité, ils peuvent se classer ainsi, d'après leur action nutritive décroissante sur le Radis : acides succinique, citrique ou malique, tartrique et oxalique. C'est, au contraire, leur ordre de toxicité croissante.

Une relation étroite existe entre leur composition chimique et leur nocivité, partant leur nutritivité, elle peut se formuler ainsi : la toxité de ces acides organiques est due surtout aux groupes fonctionnels acides (COOH — COOH), et, pour une égale acidité, elle est d'autant plus atténuée que leur noyau, s'il existe, possède un plus grand nombre de radicaux carbures CH^2 avec moins de radicaux alcooliques, secondaires ou tertiaires (CHOH, COH). Autrement dit, ces acides sont d'autant plus toxiques et moins nutritifs qu'ils sont plus oxygénés, par rapport au même poids de carbone, condition également réalisée dans ces expériences.

CHAPITRE III

NUTRITION CARBONÉE A L'AIDE DES « SELS ACIDES ORGANIQUES »

J'ai établi, dans le deuxième chapitre, que les acides organiques libres constituaient indubitablement des aliments pour la plante ; suivant le plan adopté, je vais maintenant m'occuper de leurs sels acides de potassium.

Ces composés, comme l'on sait, coexistent pour ainsi dire toujours avec les précédents et il est à prévoir que, possédant encore dans leur molécule une fonction acide active, celle-ci manifestera toujours son action bienfaisante sur le végétal. Mais, à côté de cette fonction acide, se trouve un métal, le potassium, qui est un précieux aliment minéral.

Aussi, pour distinguer, autant que cela se peut, la part qui revient à ce dernier dans le rendement du Radis qui se développe en présence du sel organique, j'ai constitué des milieux témoins spéciaux et supplémentaires. Ceux-ci sont formés, les uns, par addition à la solution de Knop de chlorure de potassium et les autres, de sulfate de potassium : le chlore est un élément indifférent au point de vue nutritif et le soufre, un bon aliment.

Dans chaque série de cultures, les quantités de ces composés minéraux sont calculées de façon à ce qu'ils aient même teneur en potassium que les sels organiques. D'autre part, ceux-ci, je le rappelle, ont été préparés en neutralisant, dans des proportions convenables, les mêmes poids d'acides organiques libres que ceux qui ont été utilisés dans le chapitre précédent. Aussi, pour garder la même uniformité dans l'exposé des résultats qui vont suivre, je n'indiquerai pas, pour les divers milieux organiques expérimentés, leur concentration en sel acide mais bien celle en acide que le sel renferme.

La division de ce chapitre est identique à celle du premier, ainsi d'ailleurs que les conditions expérimentales, pour les essais effectués la même année et pour la même série.

§ I. — INFLUENCE DES « SELS ACIDES » SUR LE RENDEMENT ET LA TURGESCENCE

A. — Cultures en atmosphère libre.

Comme pour les acides libres, je m'occuperai successivement des cultures ; 1° sur ponce ; 2° sur sable ; 3° sur ouate.

1° *Cultures sur ponce.* — La durée des cultures est de soixante jours.

Tableau XXV.

Rendement et turgescence de Radis cultivés, en 1911, dans les milieux « sels acides » et sur ponce.

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION en acide, p. 1000. (en grammes.)	POIDS MOYEN (en milligrammes.)			$\frac{P-p}{p}$	CONCENTRATION en acide, p. 1000. (en grammes.)	POIDS MOYEN (en milligrammes.)			$\frac{P-p}{p}$
		Du pied.		Des cendres du pied.			Du pied.		Des cendres du pied.	
		Frais.	Sec.				Frais.	Sec.		
Knop (témoin)....	»	**899**	**42,5**	**9,7**	**20,1**	»	**899**	**42,5**	**9,7**	**20,1**
Knop + K Cl......	»	900	43,4	10,8	20	»	967	47,4	12,4	19,6
Knop + K^2SO^4....	»	984	46	11,7	20,4	»	987	50,1	12,2	18,7
Knop glucosé.....	1,32	1141	54,6	13,4	19,9	2,64	1334	82,1	14,8	15,2
Malate monopotas.	1,34	1058	58	13	17,2	2,68	1153	70,5	14	15,3
Tartrate — .	1,50	1082	52,8	12,2	20	3	1027	63,4	17,4	15,3
Succinate — .	1,18	1175	65	16,7	17,1	2,36	1209	70	16	16,3
Citrate — .	1,40	1097	59,2	14	17,6	2,80	1000	67	14	14
Citrate bipotas....	1,40	1118	56	15,4	20,2	2,80	1164	63,2	14	17,5

Le milieu contenant le chlorure de potassium modifie très peu le rendement des cultures de la première série, par rapport à celui du milieu Knop; aussi, dans les tableaux suivants, afin de ne pas les compliquer inutilement, je n'indiquerai que les chiffres se rapportant au sulfate de potassium.

Les cultures qui suivent ont été récoltées après cinquante jours de végétation.

TABLEAU XXVI.

Rendement et turgescence de Radis cultivés, en 1912, dans les milieux « sels acides » et sur ponce.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide p. 1000. (en grammes)	POIDS MOYEN du pied (en milligrammes.)		$\frac{P-p}{p}$
		Frais.	Sec.	
Knop (témoin)	»	**807**	**38**	**20.3**
Knop + K^2SO^4	»	860	40	20,5
Knop glucosé	1,32	839	43	18,5
Malate monopotassique	1,34	1234	55	21,8
Tartrate —	1,50	700	39	16,9
Succinate —	1,18	1279	59	20,7
Citrate —	1,40	1250	53	22,6
Citrate bipotassique	1,40	1127	49	22

Tous les sels sont nettement plus favorables au Radis que le sulfate de potassium, pour l'année 1911; mais, pour 1912, le tartrate de potassium paraît légèrement toxique.

2° *Cultures sur sable.*

TABLEAU XXVII.

Rendement et turgescence de Radis cultivés, en 1912, dans les milieux « sels acides » et sur sable.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide p. 1000. (en grammes)	POIDS MOYEN du pied (en milligrammes.)		$\frac{P-p}{p}$
		Frais.	Sec.	
Knop (témoin)	»	**607**	**38**	**14,9**
Knop + K^2SO^4	»	600	42	13,3
Knop glucosé	1,32	1080	71	14,2
Malate monopotassique	1,34	834	43	18,4
Tartrate —	1,50	244	39	5,3
Succinate —	1,18	740	47	15,4
Citrate —	1,40	806	45	17
Citrate bipotassique	1,40	920	50	17,4

Même action peu favorable du tartrate et, de plus, les autres sels ne fournissent pas un rendement beaucoup plus élevé que celui du sulfate de potassium.

Mais déjà, pour les acides libres, j'ai signalé une action générale légèrement toxique et spéciale à ce substratum.

3° *Cultures sur ouate.*

Tableau XXVIII.

Rendement et turgescence de Radis cultivés, en 1913, dans les milieux « sels acides » et sur ouate.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide p. 1 000. (en grammes)	POIDS MOYEN du pied (en milligrammes.)		$\frac{P-p}{p}$
		Frais.	Sec.	
Knop (témoin)	»	**630**	**27,5**	**21,9**
Knop + $K^2 SO^4$	»	623	27	22
Knop glucosé	0,66	971	39	23,8
Malate monopotassique	0,67	1126	47,5	22,7
Tartrate —	0,75	»	»	»
Succinate —	0,59	1240	50	23,8
Citrate —	0,70	1277	53	23,1
Citrate bipotassique	0,70	1120	45,5	23,6

Le tartrate, bien qu'employé à une faible dose, est encore mortel, mais les autres sels donnent de très beaux rendements.

Stabilité des sels acides organiques en présence des divers substrata. — J'ai fait, à ce sujet, les mêmes essais que pour les acides libres. Les résultats obtenus montrent que les sels dont l'acide libre était instable, dans le chapitre précédent, sont également décomposés, mais moins que les acides correspondants.

Quant à leur absorption par les racines, elles est très vraisemblable, *a priori*, ne serait-ce que par analogie avec les acides libres. Mais, en dosant l'acidité finale, c'est-à-dire au moment de la récolte, des milieux avec plante, j'ai constaté que la plupart d'entre eux étaient alcalins, alors que les milieux témoins, Knop seul ou renfermant les sels minéraux, étaient, au contraire, encore acides.

L'explication de ce fait ne peut être que la suivante : l'acide libre du sel est d'abord absorbé et ensuite une quantité plus ou moins grande de l'acide combiné, ce qui produit la mise en liberté d'un poids correspondant de potassium.

Si, maintenant, je rapproche et compare les chiffres des tableaux précédents, je puis les interpréter ainsi :

En atmosphère libre, les sels acides organiques de potassium étudiés, fournis au Radis, comme élément carboné, par la voie radiculaire et en cultures pures :

1° Sont absorbés par les racines ;

2° Augmentent le poids frais, le poids sec et le poids des cendres ;

3° Tantôt augmentent, tantôt diminuent la turgescence : mais, si l'on fait la moyenne arithmétique des valeurs trouvées pour chaque sel acide et qu'on la compare à celle des valeurs concernant le milieu de Knop, on constate qu'elle est, en somme, légèrement diminuée ;

4° Peuvent être classés, d'après leur action favorable décroissante, dans cet ordre : succinate, citrate monopotassique, malate, citrate bipotassique, tartrate ;

5° Ici encore le substratum ponce est, pour une même concentration, celui que le Radis préfère ;

6° Toutes ces actions bienfaisantes sur le Radis doivent être attribuées surtout à l'acide organique.

B. — CULTURES EN ATMOSPHÈRE CONFINÉE.

1° *Cultures sur ponce.* — La durée de ces cultures est toujours, en 1911, de soixante jours.

Les milieux renfermant le chlorure de potassium ne modifiant que très peu le rendement des cultures de la première série, par rapport à celui du milieu Knop, exactement comme cela s'est passé en atmosphère libre, je n'ai pas cru devoir compliquer inutilement les tableaux des autres années, en consignant les chiffres se rapportant à ce sel minéral.

Les cultures de 1912, dont la durée est de cinquante jours, sont moins florissantes que celles de 1911. La cause doit être surtout attribuée aux circonstances atmosphériques qui ont été moins favorables en 1912 qu'en 1911.

Tableau XXIX.

Rendement et turgescence de Radis cultivés, en 1911, dans les milieux « sels acides » et sur ponce.

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION en acide, p. 1 000. (en grammes.)	POIDS MOYEN (en milligrammes.) Du pied. Frais.	Sec.	Des cendres du pied.	$\frac{P-p}{p}$	CONCENTRATION en acide, p. 1 000. (en grammes.)	POIDS MOYEN (en milligrammes.) Du pied. Frais.	Sec.	Des cendres du pied.	$\frac{P-p}{p}$
Knop (témoin)....	»	**352**	**20,**	**3,**	**16,6**	»	**352**	**20,**	**3,**	**16,6**
Knop + K Cl.......	»	380	19,	7,4	19,	»	651	34,4	12,4	17,9
Knop + K^2SO^4....	»	433	24.3	6,5	17,	»	493	31,2	7,2	14,8
Knop glucosé.....	1,32	404	48,5	9,	7,3	2,64	578	75,2	15,4	6,7
Malate monopotas.	1,34	626	45,2	11,2	12,8	2,68	862	56,	13,4	14,4
Tartrate — .	1.50	290	30,4	8,4	8,5	3,	685	49,2	13,	12,9
Succinate — .	1,18	616	43,	12,1	13,3	2,36	661	50,	12,6	12,2
Citrate — .	1,40	557	42,	12,	12,3	2,80	625	50,	12,	11,5
Citrate bipotassiq.	1,40	697	37,4	8,	17,6	2,80	560	42,	15,	12,3

Tableau XXX.

Rendement et turgescence de Radis cultivés, en 1912, dans les milieux « sels acides » et sur ponce.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide p. 1 000. (en grammes)	POIDS MOYEN du pied (en milligrammes.) Frais.	Sec.	$\frac{P-p}{p}$
Knop (témoin)	»	**90**	**9**	»
Knop + K^2SO^4.................	»	100	10	»
Knop glucosé.................	1,32	200	18	10,1
Malate monopotassique.........	1,34	711	47	14,1
Tartrate —	1,50	310	23	12,5
Succinate —	1,18	430	41	16,8
Citrate —	1,40	580	32	17,1
Citrate bipotassique...........	1,40	350	17	19,6

Les pieds témoins qui se sont développés dans le Knop seul et additionné de sulfate de potassium n'ont guère profité — ils étaient dans un état de souffrance manifeste au moment de la récolte — ce qui fait d'autant plus ressortir l'action nutritive des sels acides qui ont produit de beaux rendements. Pour la même raison exposée chez les acides libres, je n'ai pas calculé la turgescence des pieds témoins.

2° *Cultures sur sable.*

TABLEAU XXXI.

Rendement et turgescence de Radis cultivés, en 1912, dans les milieux « sels acides » et sur sable.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide p. 1 000. (en grammes)	POIDS MOYEN du pied (en milligrammes.)		$\frac{P-p}{p}$
		Frais.	Sec.	
Knop (témoin)	»	**60**	**12**	»
Knop + K^2SO^4	»	72	13	»
Knop glucosé	1,32	105	21	4
Malate monopotassique	1,34	295	31	8,5
Tartrate —	1,50	100	14	6,1
Succinate —	1.18	210	17	11,4
Citrate —	1,40	200	18	10,1
Citrate bipotassique	1,40	300	27	9

Ici encore, les pieds témoins étaient, au moment de la récolte, presque morts et ont peu gagné de poids sec sur celui de la plantule d'où ils proviennent.

3° *Cultures sur ouate.*

TABLEAU XXXII.

Rendement et turgescence de Radis cultivés, en 1913, dans les milieux « sels acides » et sur ouate.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide p. 1 000. (en grammes)	POIDS MOYEN du pied (en milligrammes.)		$\frac{P-p}{p}$
		Frais.	Sec.	
Knop (témoin)	»	**225**	**8**	»
Knop + K^2SO^4	»	154	6	»
Knop glucosé	0,66	226	11	20,6
Malate monopotassique	0,67	585	24	23,7
Tartrate —	0,75	»	»	»
Succinate —	0,59	550	24	21,9
Citrate —	0,70	420	22	14,2
Citrate bipotassique	0,70	543	21,5	24,2

Le tartrate, comme l'acide tartrique, a été mortel pour le Radis. Et les pieds témoins ont diminué de poids sec par rapport à celui de leur plantule.

En procédant comme je l'ai fait en air libre, je puis ainsi résumer les résultats de ces dernières recherches :

En atmosphère confinée, les sels acides organiques de potassium, fournis au Radis par la voie radiculaire et en cultures pures :

1° Sont absorbés par les racines;

2° Augmentent le poids frais, le poids sec et le poids des cendres;

3° Diminuent légèrement la turgescence;

4° Le malate prendrait ici le premier rang au point de vue de l'action favorable, ensuite, viendraient le succinate, le citrate monopotassique, le tartrate et le citrate bipotassique;

5° La ponce est toujours le meilleur substratum;

6° L'influence heureuse de ces sels sur le rendement doit être attribuée à l'acide organique. Cette constatation est d'autant plus nette que tous les pieds témoins, sauf ceux de l'année 1911, qui se sont développés dans le milieu Knop seul ou additionné de sulfate de potassium, étaient sur le point de mourir au moment de la récolte, alors que les Radis provenant des milieux organiques avaient une réelle vigueur, comme l'attestent les rendements obtenus.

Conclusions du premier paragraphe. — Des expériences précédentes, poursuivies aussi bien en atmosphère libre qu'en air confiné, je puis conclure très affirmativement, chez le Radis, à l'absorption et à l'assimilation des sels acides organiques de potassium, dont l'action nutritive est surtout due à l'acide organique.

§ II. — INFLUENCE DES « SELS ACIDES » SUR L'ACIDITÉ INTERNE

Je vais d'abord m'occuper, toujours d'après l'ordre adopté, des cultures en air libre et ensuite de celles en air confiné; et, pour chacun de ces milieux gazeux, j'exposerai les résultats de mes recherches avec les divers substrata : ponce, sable et ouate.

A. — Cultures en atmosphère libre.

1° *Cultures sur ponce.*

TABLEAU XXXIII.

Acidité interne des pieds de Radis cultivés, en 1911, dans les milieux « sels acides » et sur ponce.

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION en acide, p. 1 000. (en grammes.)	ACIDITÉS (gr. frais.) En sol. de soude $\frac{N}{50}$			$\frac{P-p}{p}$	CONCENTRATION en acide, p. 1 000. (en grammes.)	ACIDITÉS (gr. frais.) En sol. de soude $\frac{N}{50}$			$\frac{P-p}{p}$
		Relative.	Combinée.	Totale.			Relative.	Combinée.	Totale.	
Knop (témoin)....	»	**0,9**	**4,1**	**5**	**20,1**	»	**0,9**	**4,1**	**5**	**20,1**
Knop + K Cl......	»	1	4,5	5,5	20	»	0,9	4,2	5,1	19,6
Knop + K^2SO^4....	»	1,1	4,7	5,8	20,4	»	1,2	4,2	5,4	18,7
Knop glucosé.....	1,32	1,5	5,4	6,9	19,9	2,64	1,6	4,5	6,1	15,2
Malate monopotas.	1,34	1,3	4,3	5,6	17,2	2,68	1,3	4,1	5,4	15,3
Tartrate.........	1,50	1,7	4,6	6,3	20	3	1,6	7,7	9,3	15,3
Succinate........	1,18	1,6	4,1	5,7	17,1	2,36	1,6	3,8	5,4	16,3
Citrate...........	1,40	1,2	5,4	6,6	17,6	2,80	1,5	4,7	6,2	14
Citrate bipotassiq.	1,40	1,3	5,4	6,7	20,2	2,80	1,6	6,9	8,5	17,5

TABLEAU XXXIV.

Acidité relative des pieds de Radis cultivés, en 1912, dans les milieux « sels acides » et sur ponce.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide p. 1000. (en grammes.)	ACIDITÉ RELATIVE (gr. frais.)	$\frac{P-p}{p}$
Knop (témoin)............	»	**0,8**	**20,3**
Knop + K^2SO^4............	»	0,9	20,5
Knop glucosé..............	1,32	1	18,5
Malate monopotassique.....	1,34	1	21,8
Tartrate..................	1,50	1,3	16,9
Succinate.................	1,18	1,2	20,7
Citrate...................	1,40	1	22
Citrate bipotassique........	1,40	1,1	21

2 et 3°. *Cultures sur sable et ouate.* — Comme on peut le constater, je n'ai pas fait de cultures sur ponce pendant l'année 1913, puisque les résultats des deux années précédentes concordaient rigoureusement. De même les chiffres obtenus sur sable en 1912, dont le but est de contrôler les précédents, étant également concordants avec ces derniers, il était inutile de procéder à de nouvelles expériences.

L'acidité relative des cultures sur ouate, je le rappelle, est celle de la partie aérienne du pied de Radis.

Tableau XXXV.

Acidité relative des pieds de Radis cultivés en milieux « sels acides » sur sable et sur ouate.

MILIEUX DE CULTURE.	CULTURES SUR SABLE (expériences de 1912).			CULTURES SUR OUATE (expériences de 1913).		
	Concentration en acide p. 1 000 (en gr.)	Acidité relative. (gr. frais.)	$\frac{P-p}{p}$	Concentration en acide p. 1 000. (en gr)	Acidité relative. (gr. frais.)	$\frac{P-p}{p}$
Knop (témoin)...........	»	**1,2**	**14,9**	»	**1,2**	**21,9**
Knop + K^2SO^4...........	»	1,3	13,3	»	1,1	22
Knop glucosé............	1,32	1,5	14,2	0,66	1,3	23,8
Malate monopotassique...	1,34	1,3	18,4	0,67	1,4	22,7
Tartrate — ...	1,50	3,6	5,3	0,75	»	»
Succinate — ...	1,18	1,4	15,4	0,59	1,3	23,8
Citrate — ...	1,40	1,3	17	0,70	1,4	23,1
Citrate bipotassique......	1,40	1,2	17,4	0,70	1,2	23,6

Je puis ainsi résumer tous ces résultats : les sels acides organiques de potassium fournis au Radis, en atmosphère libre, produisent sur l'acidité interne :

1° Une légère augmentation des acidités relative et combinée ;

2° Une augmentation très nette de l'acidité totale ;

3° L'acidité est, le plus souvent, en rapport inverse avec la turgescence ;

4° Ces actions sont surtout dues à l'acide que renferment ces sels organiques.

B. — Cultures en atmosphère confinée.

1° *Cultures sur ponce.* — J'ai déjà signalé, au sujet des rendements et de la turgescence des Radis, aussi bien en milieux « acides » qu'en milieux « sels acides », que l'air confiné, comparativement à l'air libre, produisait chez la plante une déshydratation. Celle-ci entraîne donc une diminution de la turgescence; aussi ne faut-il pas s'étonner de constater ici encore une augmentation de l'acidité relative. Néanmoins, elle sera moins nette et moins constante que chez le Radis qui a poussé dans les milieux acides.

La durée des cultures de l'année 1911 est toujours de soixante jours, et celles de 1912, de cinquante jours.

TABLEAU XXXVI.

Acidité relative des pieds de Radis cultivés, en 1911, dans les milieux « sels acides » et sur ponce.

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION en acide, p. 1000. (en grammes.)	ACIDITÉS (gr. frais.) En sol. de soude $\frac{N}{50}$			$\frac{P-p}{p}$	CONCENTRATION en acide, p. 1 000. (en grammes.)	ACIDITÉS (gr. frais. En sol. de soude $\frac{N}{50}$			$\frac{P-p}{p}$
		Relative.	Combinée.	Totale.			Relative.	Combinée.	Totale.	
Knop (témoin). . .	»	**1,2**	**11,**	**12,2**	**16,6**	»	**1,2**	**11,**	**12,2**	**16,6**
Knop + KCl.	»	1,1	4,5	5,6	19	»	0,9	4,7	5,6	17,9
Knop + K^2SO^4. . . .	»	0,9	4,4	5,3	17	»	1,2	4,3	5,5	14,8
Knop glucosé.	1,32	1,6	12,6	14,2	7,3	2,64	1,9	12,6	14,5	6,7
Malate monopotas.	1,34	1,2	6,4	7,6	12,8	2,68	1,	5,8	6,8	14,4
Tartrate — .	1,50	1,7	10	11,7	8,5	3,	1,6	6,1	7,7	12,9
Succinate — .	1,18	1,3	7,6	8,9	13,3	2,36	1,9	6,2	8,1	12,2
Citrate — .	1,40	1,9	7,4	9,3	12,3	2,80	1,6	6,1	7,7	11,5
Citrate bipotas. . . .	1,40	1,6	4,9	6,5	17,6	2,80	1,5	8,5	10	12,3

TABLEAU XXXVII.

Acidité relative des pieds de Radis cultivés, en 1912, dans les milieux « sels acides » et sur ponce.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide p. 1 000. (en grammes.)	ACIDITÉ RELATIVE (gr. frais.)	$\frac{P-p}{p}$
Knop (témoin).	»	**1,2**	»
Knop + K^2SO^4	»	1,3	»
Knop glucosé	1,32	1,4	10,1
Malate monopotassique.	1.34	1,4	14,1
Tartrate —	1,50	1,5	12,5
Succinate —	1,18	1,3	16,8
Citrate —	1,40	1,4	17,1
Citrate bipotassique.	1,40	1,3	19,6

2° *Cultures sur sable.*

3° *Cultures sur ouate.*

Les cultures sur sable fournies par le Knop seul et additionné de sulfate de potassium étaient, lors de leur récolte, dans un état de souffrance manifeste : c'est pourquoi je n'ai pas calculé leur degré de turgescence. Malgré cela, leur acidité relative est toujours inférieure à celle des pieds qui se sont développés dans les milieux organiques.

Il en est également de même pour les cultures sur ouate.

Tableau XXXVIII.

Acidité relative des pieds de Radis cultivés en milieux « sels acides » sur sable et sur ouate.

MILIEUX DE CULTURE.	CULTURES SUR SABLE (expériences de 1912).			CULTURES SUR OUATE (expériences de 1913).		
	Concentration en acide p. 1 000. (en gr.)	Acidité relative. (gr. frais.)	$\frac{P-p}{p}$	Concentration en acide p. 1 000. (en gr.)	Acidité relative. (gr. frais.)	$\frac{P-p}{p}$
Knop (témoin)...........	»	**2,5**	»	»	**1,7**	»
Knop + $K^2 SO^4$...........	»	2,7	»	»	1,6	»
Knop glucosé............	1,32	2,6	4	0,66	1,8	20,6
Malate monopotassique...	1,34	3,7	8,5	0,67	2,3	23,7
Tartrate — ...	1,50	5,4	6,1	0,75	»	»
Succinate — ...	1,18	3,2	11,4	0,59	2,1	21,9
Citrate — ...	1,40	3,8	10,1	0,70	2,4	14,2
Citrate bipotassique......	1,40	3,5	9,	0,70	2,	24,2

En résumé, les chiffres des tableaux précédents peuvent s'interpréter de la façon suivante :

En atmosphère confinée, les sels acides de potassium fournis au Radis par la voie radiculaire et en cultures pures :

1° Augmentent l'acidité relative ;

2° Diminuent les acidités combinée et totale ;

3° L'acidité paraît être plutôt en rapport inverse avec la turgescence ;

4° L'action de ces sels organiques est due à l'acide qu'ils renferment.

Conclusions du deuxième paragraphe. — En atmosphères libre et confinée, les sels acides organiques étudiés, absorbés et assimilés par le Radis, produisent une augmentation de l'acidité relative. Mais les acidités combinées et totales sont augmentées en air libre et diminuées en air confiné, exactement comme cela s'est passé avec les acides libres.

§ III. — INFLUENCE DES « SELS ACIDES » SUR LES ÉCHANGES GAZEUX

A. — Échanges gazeux dans l'obscurité.

Cette étude comprend la détermination du quotient et de l'intensité respiratoires des pieds de Radis développés en atmosphère libre.

1° *Cultures sur ponce.* — La durée de la respiration, pour les cultures de 1911, fut de six heures ; elle a été prolongée ensuite, dans tous les cas, jusque vingt-quatre heures.

Tableau XXXIX.

Quotient et intensité respiratoires des pieds de Radis cultivés, en 1911, dans les milieux « sels acides » et sur ponce.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide, p. 1 000. (en grammes.)	QUOTIENT respiratoire.	INTENSITÉ RESPIRATOIRE. (c. cube gr. heure.)		CONCENTRATION en acide, p. 1 000. (en grammes.)	QUOTIENT respiratoire.	INTENSITÉ RESPIRATOIRE. (c. cube gr. heure.)	
			En CO^2 dégagé.	En O absorbé.			En CO^2 dégagé.	En O absorbé.
Knop (témoin)	»	**0,67**	**0,096**	**0,143**	»	**0,67**	**0,096**	**0,143**
Knop + $K^2 SO^4$	»	0,69	0,095	0,137	»	0,68	0,092	0,135
Knop glucosé	1,32	0,88	0,053	0,060	2,64	0,95	0,070	0,073
Malate monopotas.	1,34	0,88	0,059	0,067	2,68	0,63	0,069	0,109
Tartrate —	1,50	0,97	0,070	0,072	3	0,88	0,083	0,094
Succinate —	1,18	1,27	0,086	0,067	2,36	1,22	0,079	0,065
Citrate —	1,40	1,23	0,068	0,055	2,80	1,02	0,058	0,057
Citrate bipotassique	1,40	0,76	0,050	0,066	2,80	1,11	0,084	0,076

On peut remarquer que certains quotients respiratoires ont une valeur dépassant l'unité.

Tableau XL.

Quotient et intensité respiratoires des pieds de Radis cultivés, en 1912, dans les milieux « sels acides » et sur ponce.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide p. 1 000. (en grammes)	QUOTIENT respiratoire.	INTENSITÉ RESPIRATOIRE (en cent. cubes gr. heure.)	
			En CO^2 dégagé.	En O absorbé.
Knop (témoin)	»	**0,86**	**0,060**	**0,070**
Knop + $K^2 SO^4$	»	0,88	0,065	0,074
Knop glucosé	1,32	0,95	0,058	0,061
Malate monopotassique	1,34	0,94	0,054	0,057
Tartrate —	1,50	1	0,042	0,042
Succinate —	1,18	0,94	0,061	0,065
Citrate —	1,40	0,93	0,048	0,052
Citrate bipotassique	1,40	0,87	0,042	0,048

2° *Cultures sur sable.*

Tableau XLI.

Quotient et intensité respiratoires des pieds de Radis cultivés, en 1912, dans les milieux « sels acides » et sur sable.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide p. 1 000. (en grammes.)	QUOTIENT respiratoire.	INTENSITÉ RESPIRATOIRE (en cent. cubes gr. heure.)	
			En CO^2 dégagé.	En O absorbé.
Knop (témoin)	»	**0,76**	**0,045**	**0,060**
Knop + K^2SO^4	»	0,77	0,049	0,064
Knop glucosé	1,32	0,91	0,063	0,070
Malate monopotassique	1,34	0,80	0,072	0,090
Tartrate —	1,50	0,83	0,059	0,071
Succinate —	1,18	1	0,080	0,080
Citrate —	1,40	0,86	0,061	0,071
Citrate bipotassique	1,40	0,83	0,060	0,072

Les intensités sont ici, comme pour les acides libres, plus fortes que celles des pieds témoins. Ces résultats prouvent bien encore l'influence de l'acidité libre des sels acides.

3° *Cultures sur ouate.* — Je n'ai déterminé, en 1913, que les échanges gazeux des pieds qui se sont développés, sur sable et ouate, dans les milieux malate acide de potassium et témoins. Les doses de ce sel organique ont été réduites à la moitié de celles de l'année précédente, absolument comme pour les acides libres, afin d'éviter toute action trop toxique de sa part. Les nouveaux chiffres trouvés, relatifs aux intensités respiratoires, sont absolument conformes à ceux indiqués pour la ponce. Il en serait évidemment de même pour les autres sels.

De ces expériences, je peux donc dire que les sels acides organiques de potassium :

1° Augmentent le quotient respiratoire ;

2° Diminuent l'intensité respiratoire ;

3° Ces actions sont surtout produites par l'acide organique.

B. — ÉCHANGES GAZEUX A LA LUMIÈRE.

C'est-à-dire la détermination de la quantité d'oxygène ou d'acide carbonique dégagé dans l'atmosphère confinée des tubes avec plante et sans plante pendant la durée de la végétation.

1° *Cultures sur ponce.* — Je rappelle que pendant l'année

1911, je n'ai pas exécuté d'expériences avec des tubes sans plante.

TABLEAU XLII.

Échanges gazeux à la lumière des pieds de Radis cultivés en milieux « sels acides » et sur ponce.

MILIEUX de culture.	EXPÉRIENCES DE 1911. (Durée des cultures : 60 jours.)				EXPÉRIENCES DE 1912. (Durée des cultures : 50 jours.)		
	Tubes avec plante.				Concentration en acide p. 1 000. (en gr.)	Tubes	
						avec plante.	sans plante.
	Concentration en acide p. 1 000. (en gr.)	Volume d'O dégagé p. 100.	Concentration en acide p. 1 000. (en gr.)	Volume d'O dégagé p. 100.		Volume d'O dégagé p. 100.	Volume de CO² dégagé p. 100.
Knop (témoin).........	»	0	»	0	»	0	0
Knop + K^2SO^4.........	»	0	»	0	»	0	0
Knop glucosé..........	1,32	0	2,64	0	1,32	0	0
Malate monopotassique.	1,34	0,5	2,68	0,7	1,34	0,3	0,3
Tartrate — .	1,50	0,3	3	0,5	1,50	0,3	0,17
Succinate — .	1,18	0,1	2,36	0,17	1,18	0	0
Citrate — .	1,40	0,7	2,80	1,2	1,40	0,8	0,54
Citrate bipotassique....	1,40	0,6	2,80	0,5	1,40	0,7	0,49

Les sels acides se sont un peu décomposés, mais moins que les acides libres correspondants.

2° *Cultures sur sable.*

3° *Cultures sur ouate.*

TABLEAU XLIII.

Échanges gazeux à la lumière de Radis cultivés sur sable et ouate.

MILIEUX de culture.	CULTURES SUR SABLE.						CULTURES SUR OUATE.		
	EXPÉRIENCES DE 1912. (Durée : 50 jours.)			EXPÉRIENCES DE 1913. (Durée : 45 jours.)			EXPÉRIENCES DE 1913. (Durée : 50 jours.)		
	Concentration en acide p. 1 000. (en grammes.)	Tubes		Concentration en acide p. 1 000. (en grammes.)	Tubes		Concentration en acide p. 1 000. (en grammes.)	Tubes	
		avec plante.	sans plante.		avec plante.	sans plante.		avec plante.	sans plante.
		Volume d'O dégagé p. 100. (en c.c.)	Volume de CO² dégagé p. 100. (en c.c.)		Volume d'O dégagé p. 100. (en c.c.)	Volume de CO² dégagé p. 100. (en c.c.)		Volume d'O dégagé p. 100. (en c.c.)	Volume de CO² dégagé p. 100. (en c.c.)
Knop (témoin).....	»	0	0	»	0	0	»	0	0
Knop + K^2SO^4.....	»	0	0	»	0	0	»	0	0
Knop glucosé.....	1,32	0	0	0,66	0	0	0,66	0	0
Malate monopotas.	1,34	0,15	0,07	0,67	0	0	0,67	0	0
Tartrate — .	1,50	»	0	0,75	»	0	0,75	0	0
Succinate — .	1,18	0	0	0,59	0	0	0,59	0	0
Citrate — .	1,40	0,57	0,43	0,70	0,3	0,2	0,70	0,2	0,2
Citrate bipotas....	1,40	0,42	0,43	0,70	0,2	0,1	0,70	0,2	0,2

L'acide citrique combiné, seul, s'est montré légèrement instable.

En résumé : les sels acides organiques de potassium, qui augmentent très peu l'acidité interne du Radis, ne changent pas la composition de l'air confiné, aux doses utilisées.

Comme pour les acides libres, j'ai calculé les moyennes des résultats obtenus pour chaque milieu expérimenté, concernant les poids frais et secs, les cendres, la turgescence et l'acidité relative.

Tableau XLIV.

Moyennes générales des résultats obtenus pour chaque milieu de culture expérimenté.

MILIEUX de culture.	ATMOSPHÈRE LIBRE.					ATMOSPHÈRE CONFINÉE.				
	Poids frais.	Poids sec.	Cendres.	$\frac{P-p}{p}$	Acidité relative.	Poids frais.	Poids sec.	Cendres.	$\frac{P-p}{p}$	Acidit relative.
Knop (témoin)....	**749**	**36,3**	**9,7**	**19,7**	**1**	**166**	**11,7**	**3**	**18,4**	**1,5**
Knop + $K^2 SO^4$....	811	41	12	19	1,1	250	16,9	6,9	15,9	1,5
Knop glucosé.....	1035	54,9	14,1	18,5	1,3	306	30,5	12,2	11,4	1,8
Malate monopatas.	1080	54,8	13,5	19,1	1,3	616	40,6	12,3	14,7	1,8
Tartrate	763	48,5	14,8	17,4	1,5	498	29,1	10,7	10,5	1,6
Succinate........	1129	58,2	16,4	18,7	1,4	493	35	12,4	15,1	1,9
Citrate..........	1086	55,4	14	18,9	1,3	476	32,8	12	13	2,2
Citrate bipotassiq.	1090	52,7	14,7	20,1	1,3	490	29	11,5	20,7	2

Conclusions du troisième chapitre. — Les sels acides organiques de potassium, tels que les malate, tartrate, succinate, citrates mono et bipotassiques, et très probablement les oxalates, fournis au Radis comme aliment carboné, par la voie radiculaire, sont bien absorbés. Ils provoquent chez lui, absolument comme les acides libres, une augmentation très nette du poids frais, du poids sec, des cendres, de l'acidité relative et diminuent légèrement la turgescence. De plus, le quotient respiratoire est accru et l'intensité diminuée. Ces sels acides sont donc bien assimilés par la plante, et toutes ces actions bienfaisantes sont surtout dues à l'acide organique qu'ils renferment. En atmosphère libre, le classement de ces sels selon leur nutritivité décroissante est le suivant : succinate, citrate monopotassique, malate, citrate bipotassique, tartrate.

CHAPITRE IV

NUTRITION CARBONÉE A L'AIDE DES « SELS ORGANIQUES NEUTRES »

Le rapprochement des conclusions des deux chapitres précédents permet de constater que les actions, qualitatives tout au moins, sur le Radis, des acides organiques et de leur sels acides sont tout à fait de même ordre. Cette similitude, en raison de leur fonction acide commune, n'a rien qui puisse surprendre ; au contraire même, elle pouvait, à priori, être prévue. Mais, par contre, il est bien difficile de se faire, avant l'expérimentation, une opinion sur l'influence qu'auront les mêmes acides à l'état de combinaisons potassiques neutres. Aussi l'étude de ces sels, venant après celles des acides et des sels acides, est-elle d'autant plus intéressante.

La comparaison des cultures obtenues dans les milieux organiques neutres avec celles du milieu Knop me fixera sur la valeur nutritive des premiers. Mais, pour déterminer ensuite la part qui revient à l'acide seul, j'ai fait des cultures témoins supplémentaires avec du Knop additionné de chlorure de potassium, d'une part et de sulfate de potassium, d'autre part, et dans des proportions telles qu'ils renferment des quantités de potassium rigoureusement égales à celles contenues dans les sels neutres organiques. Ceux-ci ont été préparés par neutralisation complète des acides libres, et c'est en acide libre que j'exprimerai les concentrations des milieux de culture. Tous les tableaux de cette partie de mon travail auront ainsi une conformité qui rendra leur lecture et leur rapprochement plus faciles.

Ce chapitre, dont la division est toujours celle qui a été exposée plus haut, comprend des expériences poursuivies parallèlement à celles des chapitres précédents et correspondant aux mêmes années et substrata. Dans ces conditions, je suis amené à être, ici encore, très bref.

§ I. — INFLUENCE DES « SELS NEUTRES » SUR LE RENDEMENT ET LA TURGESCENCE

A. — Cultures en atmosphère libre.

1° *Cultures sur ponce.* — La durée de ces cultures est toujours de soixante jours.

Tableau XLV.

Rendement et turgescence de Radis cultivés, en 1911, dans les milieux « sels neutres » et sur ponce.

MILIEUX de culture.	Concentration en acide p. 1000. (en grammes.)	POIDS MOYEN (en milligrammes.)			$\frac{P-p}{p}$	Concentration en acide p. 1000. (en grammes.)	POIDS MOYEN (en milligrammes.)			$\frac{P-p}{p}$
		Du pied.		Des cendres du pied.			Du pied.		Des cendres du pied.	
		Frais.	Sec.				Frais.	Sec.		
Knop (témoin)....	»	**899**	**42,5**	**9,7**	**20,1**	»	**899**	**42,5**	**9,7**	**20,1**
Knop + K^2SO^4....	»	967	47,4	12,4	19,5	»	992	54,7	14,2	17
Knop glucosé	1,32	1141	54,6	13,4	19,9	2,64	1334	82,5	14,8	15,2
Malate bipotas....	1,34	909	50	13	17,2	2,68	790	53,4	14,4	13,9
Tartrate — .	1,50	1025	50,6	13,6	19,1	3	1110	62,4	16,8	16,8
Succinate — .	1,18	773	51	13,7	14,2	2,36	762	45,2	12,2	15,9
Citrate tripotas...	1,40	1110	60,4	14,8	17,5	2,80	1120	58,4	14	18,2

Tableau XLVI.

Rendement et turgescence de Radis cultivés, en 1912, dans les milieux « sels neutres » et sur ponce.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide p. 1000. (en grammes.)	POIDS MOYEN du pied. (en milligrammes.)		$\frac{P-p}{p}$
		Frais.	Sec.	
Knop (témoin)...........	»	**807**	**38**	**20,3**
Knop + K^2SO^4...........	»	727	35	20
Knop glucosé............	1,32	839	43	18,5
Malate bipotassique......	1,34	1280	62	19,6
Tartrate —	1,50	661	33	19
Succinate —	1,18	1000	48	20
Citrate tripotassique......	1,40	1325	62	20,4

Le tartrate neutre a fourni, pour les deux séries de cultures de l'année 1911, un rendement très favorable qui est devenu, en 1912, inférieur à celui qu'a produit le milieu Knop. Peut-être y a-t-il encore là une action favorisante de la chaleur et de la lumière sur l'assimilation de ce sel rendue ainsi plus frappante par sa très grande toxicité : l'été de 1911 fut, comme je l'ai déjà dit bien souvent, tout particulièrement chaud. De même le milieu de Knop additionné de sulfate de potassium a donné un rendement peu favorable; ce fait doit très probablement tenir à la teneur exagérée en potassium de la solution.

2° *Cultures sur sable.*

TABLEAU XLVII.

Rendement et turgescence de Radis cultivés, en 1912, dans les milieux « sels neutres » et sur sable.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide p. 1000. (en grammes.)	POIDS MOYEN du pied. (en milligrammes.) Frais.	Sec.	$\frac{P-p}{p}$
Knop (témoin)	»	**607**	**38**	**14,9**
Knop + $K^2 SO^4$	»	657	46	13,3
Knop glucosé	1,32	1080	71	14,2
Malate bipotassique	1,34	870	57	14,3
Tartrate —	1,50	702	48	13,6
Succinate —	1,18	750	52	13,4
Citrate tripotassique	1,40	1000	72	12,8

Les rendements produits par les milieux tartrate et Knop additionné de sulfate de potassium sont ici supérieurs à celui du Knop témoin.

3° *Cultures sur ouate.*

TABLEAU XLVIII.

Rendement et turgescence de Radis cultivés, en 1913, dans les milieux « sels neutres » et sur ouate.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide p. 1000. (en grammes.)	POIDS MOYEN du pied. (en milligrammes.) Frais.	Sec.	$\frac{P-p}{p}$
Knop (témoin)	»	**630**	**27,5**	**21,9**
Knop + $K^2 SO^4$	»	623	27	22
Knop glucosé	0,66	971	39	23,8
Malate bipotassique	0,67	1060	45,5	22,3
Tartrate —	0,75	»	»	»
Succinate —	0,59	950	42	21,6
Citrate tripotassique	0,70	1046	44,5	22,5

Le tartrate a été mortel pour le Radis, ce qui met bien en relief l'influence toxique de l'acide, même à l'état combiné, et aussi l'influence du substratum.

Stabilité des sels neutres de potassium au contact des divers substrata. — Les tubes renfermant les milieux organiques, mais sans plante, au contact du sable et de l'ouate, n'ont subi aucun changement dans leur acidité (qui est celle de la solution de Knop) pendant toute la durée du développement du Radis : ces sels sont donc bien stables. Quant aux tubes avec plante, au moment de la récolte, leur acidité initiale, qui était légère, s'est transformée en une alcalinité assez forte (de $0^{m},5$ à $0^{m},8$ de solution décinormale), ce qui permet d'admettre que l'acide organique a été absorbé en plus grande quantité que le potassium.

Les sels neutres se sont également bien comportés au contact de la ponce. L'analyse de l'air confiné des tubes sans plante a, en effet, montré que le citrate neutre, seul, a dégagé des traces d'acide carbonique.

Je puis donc résumer ainsi les résultats obtenus : en atmosphère libre, les sels neutres organiques étudiés, fournis au Radis comme aliment carboné, par la voie radiculaire et en cultures pures :

1° Sont absorbés par les racines ;

2° Augmentent le poids frais, le poids sec, le poids des cendres ;

3° Diminuent la turgescence ;

4° Peuvent être classés de la façon suivante, d'après leur nutritivité décroissante : citrate, malate, succinate, tartrate ;

5° Toutes ces actions bienfaisantes sont dues surtout à l'acide organique.

B. — CULTURES EN ATMOSPHÈRE CONFINÉE.

1° *Cultures sur ponce.*

La récolte de l'année 1911 a été faite après soixante jours de végétation et celle de 1912 au bout de cinquante. Comme les résultats obtenus pendant ces deux années étaient absolument concordants, je n'ai pas procédé à de nouvelles cultures en 1913.

Les Radis de l'année 1911, grâce aux circonstances atmosphériques tout particulièrement favorables, se sont très bien développés.

TABLEAU XLIX.

Rendement et turgescence de Radis cultivés, en 1911, dans les milieux « sels neutres » et sur ponce.

MILIEUX de culture.	Concentration en acide p. 1000. (en grammes.)	POIDS MOYEN (en milligrammes.) Du pied. Frais.	POIDS MOYEN (en milligrammes.) Du pied. Sec.	POIDS MOYEN (en milligrammes.) Des cendres du pied.	$\frac{P-p}{p}$	Concentration en acide p. 1000. (en grammes.)	POIDS MOYEN (en milligrammes.) Du pied. Frais.	POIDS MOYEN (en milligrammes.) Du pied. Sec.	POIDS MOYEN (en milligrammes.) Des cendres du pied.	$\frac{P-p}{p}$
Knop (témoin)....	»	**352**	**20**	**3**	**16,6**	»	**352**	**20**	**3**	**16,6**
Knop + K^2SO^4....	»	493	31,2	7,2	14,9	»	432	25	8,4	16,3
Knop glucosé	1,32	404	48,5	9	7,3	2,64	578	75,2	15,4	6,7
Malate bipotassiq.	1,34	600	36	8	15,7	2,68	547	38,6	13,4	13
Tartrate — .	1,50	517	37	8	13	3	»	»	»	»
Succinate — .	1,18	773	40,8	7,7	18	2,36	500	35	13,4	13,3
Citrate tripotassiq.	1,40	453	39,6	8,8	10,3	2,80	517	35,4	9,4	13,6

Le tartrate à 3 p. 1000 a été mortel pour le Radis.

TABLEAU L.

Rendement et turgescence de Radis cultivés, en 1912, dans les millieux « sels neutres » et sur ponce.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide p. 1000. (en grammes.)	POIDS MOYEN du pied. (en milligrammes.) Frais.	POIDS MOYEN du pied. (en milligrammes.) Sec.	$\frac{P-p}{p}$
Knop (témoin)...........	»	**90**	**9**	»
Knop + K^2SO^4...........	»	93	11	»
Knop glucosé.............	1,32	200	18	10,1
Malate bipotassique......	1,34	363	17	20,4
Tartrate —	1,50	538	31	16,3
Succinate —	1,18	465	24,5	17,9
Citrate tripotassique......	1,40	366	18	19,3

Les pieds qui se sont développés dans les milieux témoins Knop seul et additionné de sulfate de potassium étaient, lors de leur récolte, dans un état très précaire, comme l'indiquent d'ailleurs leurs poids secs et frais. On constatera le même fait avec les deux autres substrata, ce qui prouve bien que les sels organiques ont une influence heureuse sur la végétation du Radis, surtout quand l'assimilation chlorophyllienne est gênée dans son fonctionnement normal.

2° *Cultures sur sable.*

Tableau LI.

Rendement et turgescence de Radis cultivés, en 1912, dans les milieux « sels neutres » et sur sable.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide p. 1000. (en grammes.)	POIDS MOYEN du pied. (en milligrammes.)		$\frac{P-p}{p}$
		Frais.	Sec.	
Knop (témoin)...........	»	**60**	**12**	»
Knop + $K^2 SO^4$...........	»	63	12	»
Knop glucosé...........	1,32	105	21	4
Malate bipotassique	1,34	310	34	8,1
Tartrate —	1,50	300	23	12
Succinate —	1,18	530	28	17,9
Citrate tripotassique......	1,40	260	16	15,3

3° *Cultures sur ouate.*

Tableau LII.

Rendement et turgescence de Radis cultivés, en 1913, dans les milieux « sels neutres » et sur ouate.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide p. 1000. (en grammes.)	POIDS MOYEN du pied. (en milligrammes.)		$\frac{P-p}{p}$
		Frais.	Sec.	
Knop (témoin)...........	»	**225**	**8**	»
Knop + $K^2 SO^4$...........	»	154	6	»
Knop glucosé...........	0,66	226	11	20,6
Malate bipotassique......	0,67	290	24	11,1
Tartrate —	0,75	394	15	25,3
Succinate —	0,59	767	29	25,3
Citrate tripotassique......	0,70	400	25	16

Les pieds témoins pouvaient être considérés comme morts, au moment de leur récolte.

Tous ces nombreux résultats peuvent se résumer ainsi : en atmosphère confinée, les sels neutres de potassium fournis au Radis par la voie radiculaire et en cultures pures :

1° Sont absorbés par les racines ;

2° Augmentent le poids frais, le poids sec, le poids des cendres ;

3° Diminuent la turgescence ;

4° L'influence heureuse de ces sels, sur le rendement, doit être attribuée surtout à l'acide organique.

Conclusions du premier paragraphe. — Les expériences précédentes, poursuivies en atmosphères libre et confinée, me permettent de conclure, chez le Radis, à l'absorption et à l'assimilation des sels neutres organiques de potassium, dont l'action nutritive est due, surtout, à l'acide lui-même.

§ II. — INFLUENCE DES « SELS NEUTRES » SUR L'ACIDITÉ INTERNE

Toujours d'après l'ordre adopté, je m'occuperai d'abord des cultures en air libre, puis des cultures en air confiné.

A. — CULTURES EN ATMOSPHÈRE LIBRE.

1° *Cultures sur ponce.*

TABLEAU LIII.

Acidité interne des pieds de Radis cultivés, en 1911, dans les milieux « sels neutres » et sur ponce.

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION en acide, p. 1000 (en grammes.)	ACIDITES (gr. frais.) En sol. de soude $\frac{N}{50}$			$\frac{P-p}{p}$	CONCENTRATION en acide, p. 1000 (en grammes).	ACIDITES (gr. frais.) En sol. de soude $\frac{N}{50}$			$\frac{P-p}{p}$
		Relative.	Combinée.	Totale.			Relative.	Combinée.	To'ale.	
Knop (témoin)...	»	**0.9**	**4.1**	**5**	**20.1**	»	**0.9**	**4.1**	**5**	**20.1**
Knop+K^2SO^4....	»	1	4,2	5,2	19,5	»	0,8	4,8	5.6	17
Knop glucosé....	1,32	1,5	5,4	6,9	19,9	2,64	1,6	4,5	6.1	15,2
Malate bipotas...	1.34	0.9	5,7	6.6	17.2	2.68	1.8	5 6	7.4	13.9
Tartrate — .	1,50	2.1	6	8.1	19.1	3	2.5	5	7.5	16.8
Succinate — .	1,18	1,6	6,2	7,8	14,2	2.36	1.3	6.3	7.6	15.9
Citrate tripotas...	1.40	1.7	5.9	7.6	17.5	2.80	1.9	6.1	8	18.2

Le malate bipotassique, à la dose de 1gr,34 p. 1000, n'a pas augmenté l'acidité relative du Radis ; mais à celle de 2gr,68, cette acidité est nettement plus forte que l'acidité produite par les différents milieux témoins.

Quant aux autres sels organiques, leur influence, à ce point de vue, est très accentuée, surtout pour le tartrate bipotassique. De plus, les concentrations de leurs milieux de culture, qui cependant varient du simple au double, ne paraissent pas avoir une influence sur les acidités relative et combinée.

Tableau LIV.

Acidité relative des pieds de Radis cultivés, en 1912, dans les milieux « sels neutres » et sur ponce.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide, p. 1 000 (en grammes).	ACIDITÉ relative (gr. frais).	$\frac{P-p}{p}$
Knop (témoin)	»	**0,8**	**20,3**
Knop + K^2SO^4	»	0,9	20
Knop glucosé	1,32	1	18,5
Malate bipotassique	1,34	0,9	19,6
Tartrate —	1,50	1,1	19
Succinate —	1,18	1	20
Citrate tripotassique	1,40	0,9	20,4

Il est assez intéressant de remarquer, et cela s'est passé également pour l'acide et le sel acide de potassium, que le tartrate neutre, qui est manifestement le plus toxique des composés étudiés, augmente le plus l'acidité relative du Radis : il est vrai qu'il diminue beaucoup la turgescence.

2° *Cultures sur sable.*

3° *Cultures sur ouate.*

Tableau LV.

Acidité relative des pieds de Radis cultivés en milieux « sels neutres » sur sable et sur ouate.

MILIEUX de culture.	CULTURES SUR SABLE (Expériences de 1912).			CULTURES SUR OUATE (Expériences de 1913).		
	Concentration en acide p. 1 000 (en grs.)	Acidité relative (gr. frais).	$\frac{P-p}{p}$	Concentration en acide p. 1 000 (en grs).	Acidité relative (gr. frais).	$\frac{P-p}{p}$
Knop (témoin)	»	**1,2**	**14,9**	»	**1,2**	**21,9**
Knop + K^2SO^4	»	1,3	13,3	»	1,1	22
Knop glucosé	1,32	1,5	14,2	0,66	1.3	23,8
Malate bipotas.	1,34	1	14,3	0,67	0,7	22,3
Tartrate —	1,50	1,5	13,6	0,75	»	»
Succinate —	1,18	1,1	13,4	0,59	0,9	21,6
Citrate tripotas.	1,40	0,8	12,8	0,70	0,5	22,5

En résumé, les résultats consignés dans les tableaux précédents permettent de se rendre compte que : les sels neutres, absorbés et assimilés par le Radis, produisent, en atmosphère libre, sur l'acidité interne :

1° Tantôt une augmentation, tantôt une diminution de l'acidité relative, selon la nature du substratum ; mais la moyenne générale pour chaque acide (comme l'indique le tableau LXII) se trouve très légèrement augmentée ;

2° Un accroissement des acidités combinée et totale ;

3° L'acidité est plutôt en rapport inverse avec la turgescence.

B. — CULTURES EN ATMOSPHÈRE CONFINÉE.

1° *Cultures sur ponce.*

TABLEAU LVI.

Acidité interne des pieds de Radis cultivés, en 1911, dans les milieux « sels neutres » et sur ponce.

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION en acide, p. 1000 (en grammes.)	ACIDITES (gr. frais.) En sol. de soude $\frac{N}{50}$			$\frac{P-p}{p}$	CONCENTRATION en acide, p. 1000 (en grammes.)	ACIDITÉS (gr. frais.) En sol. de soude $\frac{N}{50}$			$\frac{P-p}{p}$
		Relative.	Combinée.	Totale.			Relative.	Combinée.	Totale.	
Knop (témoin)...	»	**1.2**	**11**	**12.2**	**16.6**	»	**1.2**	**11**	**12.2**	**16.6**
Knop+K^2SO^4....	»	1.2	4,3	5.5	14.9	»	0.8	4.6	5,4	16.3
Knop glucosé ...	1,32	1.6	12,6	14.2	7.3	2,64	1,9	12.6	14,5	6,7
Malate bipotas...	1,34	1,1	5.5	6.6	15.7	2,68	2,1	9,5	11,6	13
Tartrate — .	1.50	1,6	5,8	7,4	13	3	»	»	»	»
Succinate — .	1.18	1.4	5.8	7.2	18	2.36	1,8	11.8	13,6	13,3
Citrate tripotas...	1,40	1.5	7,5	9	10 .	2,80	1.5	7.9	9,4	13,6

TABLEAU LVII.

Acidité relative des pieds de Radis cultivés, en 1912, dans les milieux « sels neutres » et sur ponce.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide, p. 1 000 (en grammes).	ACIDITÉ relative (gr. frais).	$\frac{P-p}{p}$
Knop (témoin)..................	»	**1.2**	»
Knop + K^2SO^4..................	»	1.1	»
Knop glucosé..................	1.32	1,4	10,1
Malate bipotassique.............	1,34	1,2	20,4
Tartrate —	1,50	1,3	16,3
Succinate —	1,18	1,2	17,9
Citrate tripotassique	1,40	1,1	19,3

2° *Cultures sur sable.*

3° *Cultures sur ouate.*

TABLEAU LVIII.

Acidité relative des pieds de Radis cultivés en milieux « sels neutres » sur sable et sur ouate.

MILIEUX de culture.	CULTURES SUR SABLE (Expériences de 1912.)			CULTURES SUR OUATE (Expériences de 1913).		
	Concentration en acide p. 1000 (en grammes).	Acidité relative (gr. frais).	$\frac{P-p}{p}$	Concentration en acide p. 1 000 (en grammes).	Acidité relative (gr. frais).	$\frac{P-p}{p}$
Knop (témoin).....	»	**2,5**	»	»	**1,7**	»
Knop + K^2SO^4.....	»	2,4	»	»	1,6	»
Knop glucosé	1,32	2,6	»	2,64	1,8	20,6
Malate bipotas.....	1,34	2,4	8,1	2,68	1,7	11,1
Tartrate — .	1,50	2,9	12	3	1,2	25,3
Succinate — .	1,18	2,7	17,9	2,36	1,3	25,3
Citrate tripotas.....	1,40	2,6	15,3	2,80	1,5	16

Les résultats obtenus peuvent se résumer ainsi :

En atmosphère confinée, les sels neutres organiques de potassium, absorbés et assimilés par le Radis, produisent sur l'acidité du suc cellulaire :

1° Plutôt une augmentation de l'acidité relative;

2° Une diminution des acidités combinée et totale;

3° L'acidité relative est également en rapport inverse avec la turgescence.

Conclusions du deuxième paragraphe. — En atmosphères libre et confinée, les sels neutres organiques de potassium étudiés, absorbés et assimilés par le Radis, produisent une légère augmentation de l'acidité relative. Mais les acidités combinées et totales sont augmentées en air libre et diminuées, le plus généralement, en air confiné, exactement comme cela s'est passé pour les acides libres et sels acides.

§ III. — INFLUENCE DES « SELS NEUTRES » SUR LES ÉCHANGES GAZEUX

A. — ÉCHANGES GAZEUX DANS L'OBSCURITÉ.

Cette étude comprend la détermination du quotient et de l'intensité respiratoire des pieds de Radis développés en atmosphère libre.

1° *Cultures sur ponce.* — La durée de la respiration du Radis, pour les cultures de 1911, fut de six heures; elle a été ensuite prolongée jusque vingt-quatre heures.

TABLEAU LIX.

Quotient et intensité respiratoires des pieds de Radis cultivés, en 1912, dans les milieux « sels neutres » et sur ponce.

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION en acide, p. 1 000 (en grammes).	QUOTIENT respiratoire.	INTENSITÉ respiratoire (cent. cube gr. heure).		CONCENTRATION en acide, p. 1 000 (en grammes).	QUOTIENT respiratoire.	INTENSITÉ respiratoire (cent. cube gr. heure).	
			En CO^2 dégagé.	En O absorbé.			En CO^2 dégagé.	En O absorbé.
Knop (témoin)....	»	**0,67**	**0,096**	**0,143**	»	**0.67**	**0.096**	**0,143**
Knop + K^2SO^4....	»	0.69	0.095	0.137	»	0.67	0.096	0.143
Knop glucosé	1.32	0.88	0,053	0,060	2,64	0,95	0.070	0.073
Malate bipotas....	1.34	0,98	0.053	0.054	2.68	0.90	0,087	0,097
Tartrate — .	1.50	0,83	0.065	0.078	3	1.26	0,067	0.053
Succinate — .	1.48	0,88	0,068	0,077	2,36	0,86	0.106	0.123
Citrate tripotas....	1,40	0,94	0.057	0,061	2.80	1,16	0.103	0.088

TABLEAU LX.

Quotient et intensité respiratoires des pieds de Radis cultivés, en 1912, dans les milieux « sels neutres » et sur ponce.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide p. 1 000. (en grammes.)	QUOTIENT respiratoire.	INTENSITÉ RESPIRATOIRE (en cent. cubes gr. heure.)	
			En CO^2 dégagé.	En O absorbé.
Knop (témoin)	»	**0,86**	**0,060**	**0,070**
Knop + K^2SO^4	»	0,89	0,065	0,073
Knop glucosé............	1,32	0,95	0,058	0,061
Malate bipotassique	1,34	0,87	0,052	0,059
Tartrate —	1,50	0,91	0,040	0,044
Succinate —	1,18	1	0,056	0,056
Citrate tripotassique......	1,40	0,87	0,046	0,053

2° *Cultures sur sable.* — Je n'ai pas fait de cultures avec tous les sels neutres, en 1913, mais seulement avec le malate, dont la dose a été réduite de moitié, et le Knop. Dans ces conditions j'ai obtenu des intensités respiratoires plus faibles que celles du milieu témoin, absolument comme avec la ponce.

Tableau LXI

Quotient et intensité respiratoires des pieds de Radis cultivés, en 1912, dans les milieux « sels neutres » et sur **sable.**

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide p. 1 000. (en grammes.)	QUOTIENT respiratoire.	INTENSITÉ RESPIRATOIRE (en cent. cubes gr. heure)	
			En CO^2 dégagé.	En O absorbé.
Knop (témoin)	»	0,76	0,045	0,060
Knop + $K^2 SO^4$	»	0,78	0,051	0,065
Knop glucosé	1,32	0,91	0,063	0,070
Malate bipotassique	1,34	0,82	0,051	0,062
Tartrate —	1,50	0,90	0,062	0,069
Succinate —	1,18	0,96	0,068	0,070
Citrate tripotassique	1,40	0,85	0,054	0,064

Comme pour les acides et sels acides, les intensités respiratoires sont plus fortes, très légèrement néanmoins, que celles des pieds témoins, ce qui démontre toujours l'influence toxique de l'acide malgré sa neutralisation.

3° *Cultures sur ouate.* — Je n'ai déterminé, et à titre de simple expérience de contrôle, que les échanges gazeux de Radis qui se sont développés dans les milieux constitués par le malate neutre et le témoin Knop. Les doses de ce sel ont été réduites à la moitié de celles du substratum sable ; j'ai ainsi obtenu des résultats absolument conformes à ceux compris dans les tableaux relatifs à la ponce.

Je puis donc interpréter ainsi les résultats trouvés :

Les sels neutres organiques de potassium, absorbés et assimilés par le Radis, provoquent :

1° Une augmentation du quotient respiratoire ;

2° Une diminution de l'intensité respiratoire ;

3° Ces actions sont surtout produites par l'acide organique.

B. — ÉCHANGES GAZEUX A LA LUMIÈRE.

C'est-à-dire la détermination de la quantité d'oxygène ou d'acide carbonique dégagé dans l'atmosphère confinée des tubes avec plante et sans plante, pendant la durée de la culture.

Dans tous les tubes avec plante, et avec tous les substrata, je n'ai constaté aucun changement de l'atmosphère confinée : peut-être pour l'année 1911 et pour les tubes renfermant le citrate neutre de potassium avec le substratum ponce, ai-je trouvé un très léger dégagement d'acide carbonique.

Dans ces conditions, je puis dire 'que les sels organiques neutres, qui augmentent, en général, très peu l'acidité relative du Radis, ne changent pas la composition de l'air confiné dans lequel il s'est développé.

Comme pour les acides et sels acides, j'ai calculé les moyennes des résultats obtenus avec chaque sel neutre et milieu témoin, résultats qui sont consignés dans tous les tableaux précédents du chapitre et relatifs aux poids frais et secs, aux cendres, à la turgescence, à l'acidité relative.

Tableau LXII

Moyennes générales des résultats obtenus pour chaque milieu de culture expérimenté.

MILIEUX de culture.	ATMOSPHÈRE LIBRE.					ATMOSPHERE CONFINÉE.				
	Poids frais.	Poids sec.	Cendres.	$\frac{P-p}{p}$	Acidité relative.	Poids frais.	Poids sec.	Cendres.	$\frac{P-p}{p}$	Acidité relative.
***Knop* (témoin)....**	**749**	**36,3**	**9,7**	**19,7**	**1**	**166**	**11.7**	**3**	**18,4**	**1,5**
Knop + K^2SO^4....	793	42	13,3	18,4	1	247	17	7,8	15,6	1,4
Knop glucosé.....	1035	54,9	14,1	18,5	1,3	306	30,5	12,2	11,4	1,8
Malate bipotas....	982	53,6	13,7	17,5	1,1	422	29,9	10,7	13,7	1,7
Tartrate — .	946	53,7	15,2	16,5	1,1	437	26,5	8	16,8	1,8
Succinate — .	847	47,6	15	17	1,2	607	31,5	10,6	18,5	1,7
Citrate tripotas....	1120	59,4	14,5	18,3	1,2	399	26,8	9,1	14,9	1,6

Le tartrate a une moyenne plus élevée qu'il ne devrait avoir en réalité car je n'ai pas tenu compte des cas où il a été mortel pour le Radis.

Conclusions du quatrième chapitre. — Les sels organiques neutres de potassium suivants : malate, tartrate, succinate, citrate et très probablement oxalate, fournis au Radis comme aliment carboné, par la voie radiculaire, sont absorbés. Ils provoquent chez lui, absolument comme les acides libres et sels acides, une augmentation très nette des poids frais et sec, des cendres, une augmentation légère de l'acidité relative et diminuent la turgescence. De plus le quotient respiratoire est accru et l'intensité diminuée. Ces sels neutres sont donc bien assimilés et toutes ces actions favorables sont dues à l'acide organique qu'ils renferment, qui, se trouvant à l'état libre dans le suc cellulaire agit pour son propre compte.

CHAPITRE V

§ I. — MORPHOLOGIE DES RADIS DÉVELOPPÉS DANS LES DIVERS MILIEUX ORGANIQUES

Au point de vue morphologique, les différences constatées entre les Radis provenant des milieux organiques et ceux des milieux témoins ne sont pas, du moins en air libre, aussi grandes qu'on pourrait le croire à priori. Néanmoins il est utile de les signaler succinctement.

Considérons d'abord les cultures en atmosphère libre. Les plantules repiquées sur ponce se développent beaucoup plus vite que celles qui sont cultivées sur les autres substrata, et on ne remarque entre elles aucun caractère distinct bien net. Mais, par rapport aux plantules témoins, les premières prennent de suite une avance très marquée, qu'elles gardent jusqu'à la récolte : les axes hypocotylés sont plus gros et plus rouges, les feuilles plus grandes, plus vertes et souvent même plus nombreuses.

Dans les autres substrata, le sable et l'ouate, les plantules des milieux acides, comparées à celles des milieux témoins et même des milieux de sels organiques, subissent durant les dix premiers jours, environ, un ralentissement dans leur croissance. Celle-ci reprend ensuite activement, mais les pieds restent néanmoins toujours un peu plus petits ; par contre, les axes hypocotylés sont plus trapus, plus rouges, les feuilles sont plus vertes, plus épaisses et, en outre, elles ont une tendance à rester entières.

Ce retard dans la croissance a été tout particulièrement remarquable en 1913, lors d'un repiquage de plants par une température assez basse qui a occasionné, dans tous les milieux témoins et sels organiques, un étiolement manifeste des plantules, tandis que dans les milieux acides, celles-ci sont restées normales.

En atmosphère confinée, l'aspect général de la végétation est, comme on peut le prévoir, bien moins beau qu'en atmosphère libre. Les milieux témoins ont produit des Radis dont les caractères morphologiques sont à peu près analogues à ceux qui ont été si bien décrits par Molliard, dans son travail « sur l'action morphogénique de quelques substances organiques », mais moins accentués.

Dans les milieux organiques, les Radis ont des axes hypocotylés moins grêles et plus rouges ; des feuilles dont le pétiole, assez long, gros, ligneux, présente une gouttière longitudinale accentuée ; le limbe épais, étroit, a une tendance à se diviser en lobes, sa face supérieure est garnie de poils nombreux et ses bords de petites dents. Ces poils et ces dents sont d'autant plus apparents que leur extrémité est légèrement rosée. Le milieu confiné provoque certainement une surproduction d'anthocyane. En résumé, la belle apparence relative des pieds cultivés en atmosphère confinée et dans les milieux organiques, comparée à celle si souffreteuse des pieds témoins, témoigne manifestement, au simple regard, toute l'action favorable que retire le Radis de l'absorption et de l'assimilation de ces composés ternaires.

J'ai remarqué, de plus, que les milieux renfermant de l'acide succinique libre ou combiné, fournissaient des Radis dont les feuilles étaient légèrement panachées.

Quant à l'influence des acides sur les modifications anatomiques du Radis, elle a été si bien étudiée par Molliard, toujours dans le travail cité plus haut, que je n'ai pas cru devoir m'en occuper à nouveau. De même pour la plantule, Mlle Promsy, dans sa thèse, nous a également bien renseignés à ce sujet.

§ II. — ACTION NUTRITIVE COMPARÉE, SUR LE RADIS, DES ACIDES ORGANIQUES LIBRES, DE LEURS SELS ACIDES ET NEUTRES DE POTASSIUM.

Les trois chapitres précédents se terminent par un tableau donnant la moyenne arithmétique de tous les résultats obtenus avec les cultures faites sur les divers substrata, en air libre d'une part et en air confiné d'autre part, en présence de chaque espèce d'acide ou de sel organique, ainsi que de milieu témoin.

Ces résultats se rapportent soit au rendement, soit à la turgescence, soit à l'acidité relative. Ils constituent ainsi, pour chacun des phénomènes étudiés, des données aussi exactes que possible pour comparer, entre eux ou avec les différents milieux témoins, les actions produites individuellement par les acides, les sels acides et les sels neutres.

Ces renseignements sont, en outre, indispensables pour établir une autre comparaison très utile entre les actions dues à l'ensemble des acides libres, à l'ensemble des sels acides et à l'ensemble des sels neutres. En effet, comme l'influence sur le rendement, la turgescence et l'acidité relative, des acides entre eux, des sels acides entre eux et des sels neutres entre eux, s'exerce toujours dans le même sens, j'ai pensé que la moyenne arithmétique des chiffres trouvés pour chacun de ces phénomènes et consignés dans les tableaux dont je viens de parler, exprimerait l'action générale de chaque groupe des composés organiques sur le Radis.

J'ai réuni toutes ces données en un tableau, dans lequel j'ai ajouté celles qui sont relatives aux différents milieux témoins. Ce tableau constitue ainsi la synthèse des résultats fournis séparément par les acides libres, les sels acides, les sels neutres et les divers milieux témoins.

Tableau LXIII

Moyennes générales des rendements, de la turgescence, des acidités relatives de Radis, obtenus pour chacun des groupes de corps organiques et de milieux témoins.

GROUPES de milieux de culture.	ATMOSPHÈRE LIBRE.					ATMOSPHÈRE CONFINÉE.				
	Poids frais.	Poids sec.	Cendres.	$\frac{P-p}{p}$	Acidité relative.	Poids frais.	Poids sec.	Cendres.	$\frac{P-p}{p}$	Acidité relative.
Knop (témoin).	**749**	**36,3**	**9,7**	**19,7**	**1**	**166**	**11,7**	**3**	**18,4**	**1,5**
Knop + K^2SO^4 (sels acides)..	811	41	12	19	1,1	250	16,9	6,9	15,9	1,5
Knop + K^2SO^4 (sels neutres).	793	42	13,3	18,4	1	247	17	7,8	15,6	1,4
Knop glucosé..	1035	54,9	14,1	18,5	1,3	306	30,5	12,2	11,4	1,8
Acides libres..	945	52,5	13,7	17,1	1,5	426	30,5	10,9	13,5	2,2
Sels acides de potassium....	1030	53,9	14,7	18,8	1,4	515	33,3	11,8	15	1,9
Sels neutres de potassium....	974	53,6	14,6	17,3	1,2	466	28,7	9,6	16	1,7

La simple lecture de ce tableau, extrêmement intéressant, permet de se rendre compte que, en atmosphères libre et confinée :

1° Les rendements fournis par les milieux organiques sont supérieurs à ceux des milieux témoins (Knop seul et additionné de sulfate de potassium), ce que l'on savait déjà, mais ici on peut en apprécier les différences.

2° Les milieux glucosés, pour la même quantité de carbone, minime il est vrai, ne sont guère plus favorables au Radis que les milieux des acides organiques libres et combinés.

3° De plus, on voit nettement la diminution de la turgescence et l'augmentation de l'acidité relative produites par tous ces corps ternaires.

Si nous comparons maintenant les résultats obtenus avec les acides libres, les sels acides et neutres, je puis les résumer ainsi :

En atmosphère libre, le rendement et la turgescence relatifs aux sels neutres sont un peu inférieurs à ceux des sels acides et un peu supérieurs à ceux des acides libres. Les acides libres, par contre, déterminent une acidité relative plus forte que celle des sels acides, et ceux-ci une acidité plus élevée que celle des sels neutres.

En atmosphère confinée, les chiffres trouvés sont moins réguliers; aussi, pour les exposer avec clarté, suis-je obligé de classer ces divers groupes de milieux organiques selon leur action décroissante vis-à-vis :

Du poids frais.	Du poids sec.	De la turgescence.	De l'acidité relative.
Sels acides.	Sels acides.	Sels neutres.	Acides libres.
Sels neutres.	Acides libres.	Sels acides.	Sels acides.
Acides libres.	Sels neutres.	Acides libres.	Sels neutres.

Conclusions générales de la première partie.

Des nombreuses expériences relatées dans cette première partie de mon travail, et concernant les Phanérogames, je puis conclure très affirmativement à l'absorption par la voie radiculaire et à l'assimilation par la Plante des acides suivants ainsi que de leurs combinaisons potassiques : acides succinique, citrique, malique, tartrique et très probablement oxalique.

Les actions, au point de vue nutritif, sur le Radis, de ces acides, de leurs sels acides et neutres de potassium, sont approximativemeut les mêmes en air libre ; néanmoins, les sels acides sont un peu plus alibiles que les sels neutres, et ceux-ci un peu plus que les acides libres. En air confiné, les sels acides occupent toujours le premier rang, puis viennent les acides libres et les sels neutres.

L'influence favorable des sels acides et neutres doit être surtout attribuée à l'acide organique qu'ils renferment.

Les plantes qui se développent à l'état naturel, dans le sol, ne rencontrent pas habituellement dans celui-ci les corps organiques que je viens d'étudier. Mais des acides organiques, ou leurs combinaisons, existent chez toutes les Phanérogames, pour ainsi dire, dans leur suc cellulaire. Dès lors, puisque ces corps ternaires introduits dans la plante y jouent un rôle manifestement nutritif, comme je viens de le prouver, il n'y a aucune raison de ne pas admettre que ceux qui s'y forment normalement aient également le même but.

De nombreuses interprétations sur la fonction des acides dans les végétaux ont été émises, dont quelques-unes sont certainement exactes. Par exemple, Charabot a nettement prouvé que dans certaines plantes aromatiques, les acides se combinent aux alcools pour former des éthers. Dans ce cas spécial, comme dans tout autre d'ailleurs bien démontré, rien n'empêche de reconnaître à ces acides un double rôle : l'un, particulier à divers végétaux (ce serait ici une éthérification), et l'autre, plus général, de nutrition. Très probablement même, les corps qui se forment ainsi, dans ces cas particuliers, ne sont que des états plus résistants que les acides, mais néanmoins transitoires, que prend le carbone avant d'être assimilé. De sorte que, en dernière analyse, c'est toujours pour aboutir à la nutrition. En d'autres termes, les acides organiques, libres et surtout demi-combinés, constitueraient les aliments respiratoires habituels, courants, comme le prétendent Maquenne et d'autres auteurs, et les combinaisons dont je viens de parler, ou analogues, des aliments de réserve pour le même but.

Quoi qu'il en soit, il découle encore de mes expériences que la cellule végétale possède dans ces acides organiques libres, des corps d'une très grande fragilité, qu'elle doit, surtout avec les moyens puissants dont elle dispose, décomposer, disloquer avec une extrême facilité, afin d'en retirer le carbone nécessaire pour remplir une ou plusieurs de ses fonctions physiologiques. Par quels processus? Il est bien difficile d'être précis. Cependant, en présence de corps aussi instables, si sensibles à l'action de l'oxygène de l'air, la théorie bio-chimique de Maquenne ne paraît pas du tout invraisemblable : point n'est besoin de faire appel, en cette occurrence, aux agents si énergiques que sont les diastases ou oxydases, pour expliquer leur décomposition.

L'acide oxalique, qui est l'acide le plus fragile et aussi le plus répandu, peut-être, chez les Phanérogames, est certainement, au point de vue qui me préoccupe, pour la plante qui en renferme, l'aliment acide carboné idéal. Et sa combinaison avec le calcium, plus résistante, doit être, selon moi, une réserve nutritive que le végétal n'utilisera qu'en cas d'ultime nécessité, ce qui, comme je l'ai déjà dit, ne se présente que bien rarement dans la nature. C'est ce qui fait que les cristaux d'oxalate de calcium, inclus dans la cellule végétale, paraissent n'avoir aucune utilité et sont considérés par la très grande majorité des phyto-physiologistes comme un produit d'excrétion. Évidemment je me trouve ici dans le domaine de l'hypothèse, mais je me propose ultérieurement de la vérifier.

En résumé, les résultats de mes recherches permettent, en outre, d'admettre, sans préjudice des autres rôles nettement prouvés, que les acides organiques et leurs combinaisons existant chez les Phanérogames, y jouent, en dernière analyse, un rôle nutritif.

DEUXIÈME PARTIE

NUTRITION CARBONÉE DES ALGUES A L'AIDE DES ACIDES ORGANIQUES LIBRES ET COMBINÉS

HISTORIQUE ET PLAN

Un très grand nombre de travaux, épars dans de multiples publications, ont paru, tant en France qu'à l'Étranger, sur la nutrition organique des Algues ; aussi, leur recherche complète et leur lecture seraient-elles excessivement laborieuses et hors de proportion avec le but limité que je me suis imposé. Très heureusement, un savant de l'Institut Pasteur du Brabant, Kufferath, a bien voulu, tout récemment, assumer cette tâche ardue « de grouper toutes les données éparpillées dans de nombreux ouvrages, sur l'utilisation des corps organiques par les Algues ». Et, dans son étude, que j'analyserai plus loin, sur une Protococcacée nouvelle, *Chlorella luteo-viridis* (Chodat), cet auteur donne, en effet, sur cette nutrition, une très riche bibliographie. C'est le seul travail de ce genre que nous possédions en langue française, aussi nos physiologistes et algologues doivent-ils être reconnaissants à Kufferath du réel service qu'il leur rend, en leur offrant ainsi une mise au point de cette vaste question.

C'est assez dire combien souvent j'aurai recours à cette si parfaite monographie pour établir mon historique.

Les travaux sur la nutrition organique des Algues sont tellement fragmentaires, comme l'écrit Kufferath, que je me limiterai à citer simplement les recherches surtout relatives aux acides que j'étudie, renvoyant, pour les autres corps, à l'ouvrage de cet auteur.

Bokorny et Lœw, en 1887, ont fait une étude chimico-physique des Algues, dans laquelle ils concluent à l'assimilation par *Spirogyra* du succinate de chaux qui provoque la formation d'amidon.

Migula, 1888, démontre l'action néfaste des acides libres en général, organiques et minéraux, sur le développement des Algues. En particulier, l'acide acétique serait, parmi les acides organiques, le plus fort et l'acide oxalique, à la dose de 4 à 8 milligrammes p. 100, est déjà toxique pour *Spirogyra*, qui est d'ailleurs tué par 2 centigrammes p. 100 d'acide citrique. L'acide tartrique est moins actif.

Bokorny, 1895, dans un travail très complet et intitulé « Sur la nutrition organique des plantes vertes et leur rôle dans la Nature », passe d'abord en revue les résultats obtenus, dans cet ordre d'idée, avec les Algues. Ensuite, dans un autre chapitre, il étudie la valeur nutritive de nombreuses substances organiques, dont la plupart sont des composés azotés, des alcools et des hydrates de carbone. Cependant divers acides, comme les acides acétique, succinique, butyrique, tartrique, oxalique, citrique, aspartique, etc., ont été également expérimentés. Bokorny opérait sur différentes Algues : *Cladophora*, *Vaucheria*, *Spirogyra*, *Zygnema* et *Diatomées*, qu'il cultivait dans des conditions non aseptiques, mais peu prolongées : de quatre heures à douze jours, en général. Les acides, utilisés à la dose de 0^{gr},10 p. 100, le plus souvent, étaient, au préalable, neutralisés par du calcium, du potassium ou du sodium. De ses nombreuses expériences, l'auteur conclut au pouvoir nutritif des acides acétique, succinique et aspartique, à la lumière, et de l'acide aspartique seul, à l'obscurité. L'acide oxalique était encore toxique à la dose de 0^{mgr},1 p. 100 ; l'oxalate neutre de potassium, à 0^{gr},10 p. 100, provoquait la mort des Algues au bout de dix jours.

Zumstein, 1900, par contre, signale que l'acide oxalique est bien supporté par *Euglena gracilis*, à la dose de 0^{gr},25 à 0^{gr},50 p. 100 et que les acides malique et citrique sont de bons aliments.

Artari, 1902, a constaté que le *Stichococcus bacillaris* verdit bien à l'obscurité en présence de 0^{gr},50 p. 100 de tartrate d'ammonium.

Matruchot et Molliard, la même année, ont trouvé que l'acide citrique, au-dessous de 0^{gr},03 p. 100, était un aliment pour le *Stichococcus bacillaris*.

Treboux, 1905, a obtenu une excellente utilisation de l'acétate de potassium à la dose de $0^{gr},05$ p. 100, chez une vingtaine d'Algues, en particulier pour *Chlorella vulgaris*. Mais *Euglena viridis* ne pousse pas en présence des citrates, tandis que *Scenedesmus acutus* et *Cœlastrum microsporum* assimilent très bien les lactates de potassium et d'ammonium.

Richter, 1909, trouve que le tartrate d'ammonium empêche le développement de *Nitzschia putrida*.

Jacobsen, 1910, a obtenu un bon développement, en culture pure, de *Chlorogonium euchlorum* dans un liquide minéral additionné d'acétate de calcium, mais à l'obscurité la végétation est maigre.

Meinhold, 1911, a étudié sur les Diatomées le malate de sodium, qui ne permet qu'un développement lent et les tartrate de sodium, citrate de sodium, qui provoquent d'abord une végétation extraordinaire suivie d'une mort rapide.

Pfeffer considère l'acide malique comme un poison et l'oxalate de calcium comme peu ou pas assimilable.

J'arrive maintenant au travail de Kufferath, qui date de 1913 et qui certainement est le plus documenté de tous ceux qui traitent de la nutrition des Algues. Il a pour titre : « Contribution à la physiologie d'une Protococcacée nouvelle, *Chorella luteo-viridis* (Chodat) » et comprend l'étude de la valeur nutritive de 130 corps appartenant à toutes les fonctions chimiques organiques, parmi lesquels sont compris beaucoup d'acides gras et aromatiques.

Ce savant apprécie l'intensité de ses cultures d'après une échelle d'évaluation et non par pesées. Les composés organiques sont expérimentés à la dose de 1^{gr} p. 100, le plus généralement, et dans divers milieux : gélose minéralisée, liquide calcique utilisé à l'Institut botanique Léo Errera. Des cultures à la lumière et à l'obscurité ont été faites. Voici les conclusions de ce travail, relatives aux acides organiques que j'ai moi-même surtout étudiés : aucun développement n'a été constaté avec les acides organiques suivants, tant en culture sur gélose qu'en liquide calcique, à la lumière et à l'obscurité, acides acétique, oxalique, malique ; l'acide succinique a fourni une faible culture à la lumière et insignifiante à l'obscurité. L'acidité, dit Kufferate, est un facteur défavorable au développement.

Les oxalates de sodium et de potassium sont assimilés faiblement à l'obscurité, et bien à la lumière. Les malates de sodium et de calcium ne donnent qu'une culture faible à l'obscurité, mais à la lumière l'assimilation est bonne. Les tartrates de sodium, de potassium et de calcium, à la lumière, peuvent être considérés comme de bons aliments. L'assimilation est moindre à l'obscurité, surtout pour le tartrate de calcium. Les citrates sont moins favorables que les tartrates : ceux de calcium et de potassium sont assimilables à la lumière et faiblement à l'obscurité.

L'auteur a constaté que la plupart des corps qui sont plus ou moins assimilés à la lumière ne permettent, à l'obscurité, qu'une croissance très faible, souvent même on ne constate pas de croissance.

Cette deuxième partie de mon travail comprendra trois chapitres. Le premier sera réservé à la description de la technique appliquée dans ces recherches. Dans le deuxième j'indiquerai les rendements obtenus avec les cultures de *Chlorella* faites en atmosphère libre, en présence des acides organiques libres et combinés, ainsi que les échanges gazeux dans l'obscurité. Le troisième concernera les rendements des cultures développées dans les mêmes milieux, mais en air confiné.

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUE

1° *Choix de l'Algue.* — Ces recherches devant se poursuivre dans des conditions rigoureusement aseptiques et avec un végétal bien déterminé, en un mot en cultures pures, je me suis adressé, comme sujet d'expérience, à une Algue unicellulaire : *Chlorella vulgaris* (Beyerink).

J'ai effectué aussi quelques essais avec le *Cystococcus humicola* (Nægeli), dont une culture pure sur milieu solide m'a été aimablement cédée par Charpentier, qui a fait sur cette Algue une étude physiologique si remarquable. Cette culture, abandonnée dans une armoire de laboratoire, à l'obscurité, depuis neuf ans, m'a néanmoins fourni de belles cultures par réensemencement de quelques cellules prélevées en des plages restées vertes. Mais comme ce *Cystococcus* m'a paru donner de moins bons rendements avec les acides organiques que le *Chlorella*, j'ai préféré ce dernier. Aussi, si je le mentionne, c'est uniquement pour signaler ce fait, assez inattendu, d'avoir eu l'occasion de constater une survie d'aussi longue durée, avec persistance de chlorophylle, chez une culture d'Algue conservée à l'abri de la lumière.

2° *Composition des milieux de culture.* — Après de nombreuses expériences avec les divers milieux connus et conseillés pour la culture des Algues, j'ai choisi la solution de Molisch légèrement modifiée, dont voici la formule ;

Azotate de potassium..........................	$0^{gr},30$
Phosphate acide de potassium..................	$0^{gr},10$
Chlorure de potassium.........................	$0^{gr},05$
Sulfate de magnésium..........................	$0^{gr},20$
Solution au $1/200^e$ de sulfate ferreux...........	1 goutte.
Eau redistillée................................	1 litre.

Cette liqueur, additionnée des acides organiques libres et de leurs combinaisons potassiques, constituait les milieux de culture à expérimenter. Seule, ou renfermant du glucose d'une part, du chlorure ou du sulfate de potassium d'autre part, elle formait les milieux témoins, dont les rendements servaient de termes de comparaison.

Comme pour les Phanérogames, toutes les solutions de culture d'une même série renfermaient poids égaux de carbone (1) et possédaient la même acidité. Toujours pour se rendre compte de l'influence de l'apport potassique des combinaisons organiques, les milieux témoins préparés avec les sels minéraux, chlorure et sulfate de potassium, contenaient même quantité de potassium que les milieux préparés avec les sels organiques.

3° *Détermination de la toxicité des acides organiques libres et combinés.* — Avant tout, il était nécessaire de déterminer les doses toxiques des composés organiques, en milieu Molisch, pour le *Chlorella*, afin de se placer dans des conditions favorables pour son développement. Ces essais préliminaires, effectués en 1911, m'ont appris que, pour les acides libres, je ne devais pas dépasser les quantités correspondant au 1/2000^e de leur poids moléculaire par litre; pour les sels acides, le 1/100^e et pour les sels neutres (sauf l'oxalate), le 1/20^e et même au delà. Déjà, par ces résultats, on peut se convaincre que la toxicité des acides est bien due à leur fonction acide.

---

(1) Sauf pour l'acide oxalique.

Les acides malique et tartrique sont nettement plus nocifs que les autres, les succinates et citrates acides de potassium beaucoup moins que les tartrate, malate et oxalate. Ce dernier, à l'état neutre, est manifestement défavorable à la dose de 1^{gr},26 p. 1000 (1/100^e du poids moléculaire).

4° *Concentration et préparation des milieux organiques.* — La grande sensibilité de l'Algue à l'action des acides libres m'a imposé l'obligation de les employer à des doses bien inférieures (10 fois moins) à celles de leurs combinaisons acides et neutres. Voici d'ailleurs, exposées en un tableau, toutes les concentrations adoptées dans les deux séries d'expériences et exprimées en milligrammes par litre :

	A l'état libre.		A l'état combiné.	
	1^{re} série.	2^e série.	1^{re} série.	2^e série.
Acide malique.........	67	34	670	340
— tartrique........	75	38	750	380
— succinique......	59	30	590	300
— oxalique........	63	32	630	320
— citrique.........	70	35	700	350

Les milieux de culture sont préparés en ajoutant à 100 centimètres cubes de solution de Molisch, le dixième de ces poids d'acides ou de leurs combinaisons. Tous, contenus dans des boîtes de Roux de un litre, y compris les milieux témoins, sont stérilisés à l'autoclave, puis, après refroidissement, ensemencés d'Algues. Afin de répartir dans ces vases des quantités de cellules aussi égales que possible, j'ai ajouté à chacun d'eux un centimètre cube d'une culture pure (1) de *Chlorella* dans du Molisch, en ayant bien soin de l'agiter avant chaque prise. On place ensuite toutes les boîtes, à plat, dans le laboratoire, à une même exposition au nord et contre une fenêtre dont les vitres sont garnies de papier blanc, afin d'atténuer l'intensité lumineuse. J'ai constaté, en effet, que la lumière diffuse telle quelle, provoquait, l'été, le jaunissement des Algues qui ne sont protégées contre elle que par une couche d'eau de quelques millimètres d'épaisseur. Cette remarque concorde entièrement avec celles de Grintzesco et surtout de Raoul Combes qui a prouvé, par des mesures photométriques précises, que l'éclairement optimum, pour le *Chlorella*, est représenté par l'éclairement le plus faible utilisé dans ses expériences.

---

(1) Une série de milieux ensemencés à l'aide d'une culture contaminée par le *Penicillium glaucum*, a donné des cultures mixtes d'Algue et de Champignon, dont l'association paraissait surtout profiter à la première, dont les cellules se trouvaient prises entre le mycélium enchevêtré. Il y aurait peut-être là un moyen pratique pour tenter la synthèse de lichens nouveaux.

Récolte de l'Algue. Poids sec. — Un jour ou deux avant de procéder à la récolte, on relève et on incline les boîtes de Roux, en les laissant reposer sur un de leurs angles inférieurs : les Algues se réunissent alors au fond de cet angle. Puis, avec un siphon de très faible débit, on décante le plus possible de liquide clair. Le reste est agité pour mettre en suspension les cellules végétales déposées, et on verse le tout dans un tube à centrifugation.

On rince la boîte plusieurs fois avec de l'eau distillée et on transvase tous ces liquides dans le tube précédent, que l'on soumet à l'action de la centrifugeuse électrique. Après une centrifugation de deux minutes de durée, faite avec une vitesse de 3 000 tours à la minute, les Algues se trouvent agglomérées en une masse compacte, surmontée d'un liquide limpide. On décante celui-ci, et on le remplace par une solution d'acide chlorhydrique au millième, qui a pour but de dissoudre le précipité de phosphate de magnésie produit par l'alcalinité de certains milieux de culture : une cause d'erreur très importante, par rapport au poids minime d'Algue, est ainsi évitée. Après une nouvelle centrifugation on décante la solution acide et on lave ensuite les cellules vertes avec de l'eau distillée, à plusieurs reprises ; chaque lavage est évidemment suivi d'une centrifugation. Le culot d'Algue ainsi obtenu est entraîné, au besoin à l'aide d'un peu d'eau, dans un vase bouché à l'éméri, puis desséché pendant quarante-huit heures dans une étuve à 105° et enfin pesé. Je n'ai pas tenu compte, dans ce poids sec, du poids des cellules introduites dans chacune des boîtes de Roux, au début des expériences, pour effectuer l'ensemencement : il est négligeable, d'ailleurs il est bien approximativement le même pour tous les milieux.

6° *Dosage des acidités initiale et finale des milieux de culture.* — Ces acidités ont été dosées tout simplement au moyen de la solution décinormale de soude, en présence de phtaléine du phénol et sont exprimées en centimètres cubes de cette solution p. 100. Avant de déterminer les acidités finales, j'ai pris la précaution de soumettre pendant quelques minutes les milieux au bain-marie, afin d'en chasser l'acide carbonique.

7° *Détermination du quotient respiratoire de l'Algue.* — Il m'a paru d'autant plus intéressant de déterminer le quotient respiratoire d'une Algue, que l'on ne possède, sur ce sujet, aucun renseignement, du moins à ma connaissance. Après de très nombreux tâtonnements, j'ai adopté la technique suivante qui m'a donné de bons résultats. La culture, bien agitée, est filtrée sur papier spécial pour filtration à la trompe, qui retient parfaitement, surtout lorsqu'il est humecté au préalable, les cellules végétales.

Dès qu'une couche mince et uniforme d'Algues garnit le fond du filtre, qui prend alors une légère teinte vert-clair, on découpe à cet endroit un petit carré de deux centimètres de côté que l'on introduit dans un espace d'air confiné de deux centimètres cubes (1). La respiration s'effectue ainsi durant vingt-quatre heures et on procède ensuite au dosage de l'oxygène et de l'acide carbonique, au moyen de l'appareil Bonnier et Mangin.

Pour obtenir des quotients constants pour une même culture, il est important de ne pas exagérer l'épaisseur de la couche d'Algues, qui doivent toujours être légèrement humectées par le peu de liquide que retient le papier filtre. Après quelques essais, on arrive facilement à surmonter cette petite difficulté. La respiration s'effectue ici en présence du milieu même de culture.

---

(1) Cet espace d'air est ménagé dans un tube de diamètre suffisamment petit pour que le papier, support d'Algues, adhère contre ses parois, sans toucher le mercure.

CHAPITRE II

CULTURES EN ATMOSPHÈRE LIBRE

Ce chapitre se divisera en quatre paragraphes : les trois premiers seront consacrés à l'exposé des résultats trouvés respectivement avec les cultures renfermant les acides libres, les sels acides et les sels neutres de potassium. Le quatrième comprendra la détermination des quotients respiratoires de l'Algue cultivée dans les divers milieux.

J'ai voulu me rendre compte de quelle façon les acides et leurs sels se comportent pendant la longue durée des expériences. A cet effet, j'ai effectué des milieux témoins « de culture à blanc », absolument semblables aux autres mais stériles et exposés dans les mêmes conditions. Au moment de la récolte, leur acidité dite « finale » a été dosée ; elle est indiquée dans une colonne spéciale des tableaux qui suivent, relatifs aux rendements en poids sec, à côté des acidités initiales, qui sont communes à tous les milieux et des acidités finales des liquides ensemencés.

En 1912 une seule récolte a été faite au bout de 120 jours de culture, mais en 1913, j'ai pensé qu'il y aurait peut-être intérêt à en obtenir deux : l'une, par exemple, après 70 jours de développement, et l'autre après 130 jours.

§ I. — RENDEMENT DES CULTURES DE *CHLORELLA* EN PRÉSENCE DES ACIDES ORGANIQUES LIBRES

Trois ou quatre jours après l'ensemencement de *Chlorella*, on voyait nettement apparaître sur le fond du vase, mais seulement dans les milieux Molisch et glucosé, un liséré vert, indice du départ de la culture. Celle-ci peu à peu gagnait le milieu de la boîte de Roux et formait, au bout de quatre mois, une couche assez uniforme d'Algues sur toute sa face inférieure.

Dans les milieux acides j'ai constaté un retard manifeste dans le départ de la végétation.

Tableau I.

Rendement des cultures de Chlorella, *faites en* 1912, *dans les milieux « acides »* (durée : 120 jours).

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION p. 100 (milligr.).	POIDS sec (milligr.).	ACIDITÉ DES MILIEUX (en cent. cubes sol. soude $\frac{N}{10}$).		
			Avec plante.		Sans plante.
			Acidité initiale.	Acidité finale.	Acidité finale.
Molisch (témoin)......	»	33,5	0,6	0,2	0,6
Molisch glucosé......	6,6	38	0,6	0,2	0,6
Acide malique	6,7	»	1,6	»	1,55
— tartrique.......	7,5	»	1,6	»	1,6
— succinique.....	5,9	19	1,6	0,6	1,6
— oxalique.......	6,3	47,5	1,6	0,2	0,9
— citrique........	7	»	1,6	»	1,2

Les acides succinique et oxalique, seuls, ont permis le développement du *Chlorella* ; pourtant, dans les essais préliminaires de toxicité, les autres acides, aux mêmes doses, ont fourni d'assez belles cultures. Quoi qu'il en soit, il ressort nettement que ces concentrations sont trop fortes ; c'est pourquoi je les ai diminuées de moitié l'année suivante.

L'acide oxalique a donné un rendement supérieur à celui du milieu témoin et même à celui du milieu glucosé. Mais, comme l'indique l'acidité finale des solutions stériles, cet acide s'est décomposé en acide carbonique qui a certainement contribué à augmenter le poids sec. Dans quelle proportion? il est impossible de la connaître pour ces cultures en air libre où l'assimilation chlorophyllienne intervient directement.

Le *Chlorella* est, comme je l'ai dit dans le premier chapitre, très sensible à l'action de l'intensité lumineuse qui doit être très modérée. Par contre, il résiste bien à une température assez élevée : des cultures abandonnées, en 1911, dans une serre où le thermomètre a atteint 40°, durant plusieurs semaines, se sont parfaitement développées, comme l'attestait leur belle couleur verte. Quant aux cultures qui ont servi dans les recherches de ce travail, elles étaient placées, au point de vue thermique, dans d'excellentes conditions expérimentales : la température de l'air ambiant était de 22-25°.

TABLEAU II.

Rendement des cultures de Chlorella, *faites en* 1913, *dans les milieux « acides ».*

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION p. 100 (en milligr.).	DURÉE : 70 JOURS.				DURÉE : 130 JOURS.			
		POIDS SEC (en milligr.).	ACIDITÉ DES MILIEUX (cent cub. de sol. soude $\frac{N}{10}$).			POIDS SEC (en milligr.).	ACIDITÉ DES MILIEUX (cent. cub. de sol. soude $\frac{N}{10}$).		
			Avec plante.		Sans plante.		Avec plante.		Sans plante.
			Acidité initiale.	Acidité finale.	Acidité finale.		Acidité initiale.	Acidité finale.	Acidité finale.
Molisch (témoin).	»	**18**	**0,7**	**alcalin**	**0,7**	**35**	**0,7**	**alcalin**	**0,7**
Molisch glucosé.	3,3	29	0,7	alcalin	0,7	43	0,7	alcalin	0,7
Acide malique...	3,4	»	1,2	»	1,1	»	1,2	»	1
— tartrique..	3,8	»	1,2	»	1,2	»	1,2	»	1,2
— succinique.	3	17	1,2	0,2	1,2	20	1,2	alcalin	1,2
— oxalique ..	3,2	17	1,2	alcalin	0,9	50	1,2	—	0,7
— citrique...	3,5	8	1,2	0,4	0,8	31	1,2	—	0,7

Malgré ces concentrations si faibles, les acides malique et tartrique sont encore mortels pour le *Chlorella* et les poids secs produits par les acides succinique et citrique sont inférieurs à celui du milieu témoin. Quant à l'acide oxalique, il est le seul favorable mais sa décomposition, quoique peu accentuée, empêche de lui attribuer une influence heureuse directe dans la nutrition de cette Algue.

L'extrême sensibilité de *Chlorella* à l'action des acides organiques, rend l'étude de ces corps ternaires peu intéressante, au point de vue nutritif. Il faudrait, en effet, expérimenter avec des solutions tellement diluées, un milligramme p. 100 environ, que, dans les conditions où je me suis placé, les quantités de carbone que pourrait puiser la Plante dans son milieu de culture, seraient infinitésimales et partant incapables d'augmenter le poids sec d'une manière appréciable.

Si l'on rapproche, pour le même acide, les acidités « finales » des milieux sans Algue et avec Algue, on constate une notable différence à l'avantage des premiers, ce qui prouve bien que l'acide est absorbé par la Plante.

En résumé, les résultats obtenus avec les acides libres ne permettent pas d'affirmer l'assimilation des acides organiques par le *Chlorella*, tout au moins dans ces conditions expérimentales, mais permettent de conclure à leur absorption.

Le *Chlorella* est d'une extrême sensibilité à l'action nocive des acides libres.

§ II. — RENDEMENT DES CULTURES DE *CHLORELLA* EN PRÉSENCE DES « SELS ACIDES »

Ces sels ont été préparés par neutralisation convenable de quantités d'acides libres dix fois plus grandes que celles indiquées dans le paragraphe précédent. J'exprimerai leurs concentrations en poids d'acide qu'ils renferment.

TABLEAU III.

Rendement des cultures de Chlorella, *faites en* 1912, *dans les milieux « sels acides »* (durée : 120 jours).

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION en acide p. 100 (milligr.).	POIDS sec (milligr.).	ACIDITÉ DES MILIEUX (cent. cubes sol. soude $\frac{N}{10}$). Avec plante.		Sans plante.
			Acidité initiale.	Acidité finale.	Acidité finale.
Molisch (témoin)............	»	**33,5**	**0,6**	**0,2**	**0,6**
Molisch + KCl...........	»	40	0,6	0,2	0,6
Molisch + K^2SO^4............	»	42,5	0,6	0,2	0,6
Molisch glucosé............	66	61	0,6	alcalin	0.6
Malate monopotassique....	67	23	5,6	0,6	5,5
Tartrate — ...	75	»	5.6	»	5,6
Succinate — ...	59	27,5	5,6	0.3	5,6
Oxalate — ...	63	32	5,6	0,2	3,6
Citrate — ...	70	21,5	7,3	0,1	5,2
Citrate bipotassique.........	70	27	3,9	0,1	3,1

Le tartrate a été mortel pour le *Chlorella* et les autres sels ont fourni des rendements inférieurs à ceux des divers milieux témoins. Attribuant ces résultats défavorables à une action toxique de la part de ces sels organiques, j'ai diminué de moitié leurs concentrations.

J'ai fait, en 1913, comme pour les cultures en milieux « acides », des prélèvements d'Algues après 70 et 120 jours de végétation. Ici encore, le départ des cultures s'est effectué beaucoup plus tard dans les milieux « sels acides » que dans milieux témoins.

Tableau IV.

Rendement des cultures de Chlorella, *faites en* 1913, *dans les milieux « sels acides ».*

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION en acide p. 100 (en milligr.).	DURÉE : 70 JOURS.				DURÉE : 130 JOURS.			
		POIDS SEC (en milligr.).	ACIDITÉ DES MILIEUX (cent. cub. de sol. soude $\frac{N}{10}$).			POIDS SEC (en milligr.).	ACIDITÉ DES MILIEUX (cent. cub. de sol. soude $\frac{N}{10}$).		
			Avec plante.		Sans plante.		Avec plante.		Sans plante.
			Acidité initiale.	Acidité finale.	Acidité finale.		Acidité initiale.	Acidité finale.	Acidité finale.
Molisch (témoin).	»	**18**	**0,7**	**alcalin**	**0,7**	**35**	**0,7**	**alcalin**	**0,7**
Molisch + KCl...	»	24	0,7	alcalin	0,7	40	0,7	alcalin	0,7
Molisch + K^2SO^4.	»	30	0,7	—	0,7	45	0,7	—	0,7
Molisch glucosé.	33	37	0,7	—	0,7	55,5	0,7	—	0,7
Malate monopotassique.	34	9	3,2	2,4	3,1	15	3,2	—	2,9
Tartrate —	38	»	3,2	»	3,2	»	3,2	»	3,2
Succinate —	30	12	3,2	2	3,2	20	3,2	—	3,2
Oxalate —	32	15	3,2	0,8	2,8	55	3,2	—	2,6
Citrate —	35	7	4	1,9	2,8	13	4	—	1,9
Citrate bipotassique..	35	10	2,4	1,7	2,2	36	2,4	—	2

L'interprétation des chiffres de ce tableau est absolument la même que celle du tableau précédent. L'oxalate donne bien un rendement très élevé, mais il s'est un peu décomposé.

Bien certainement l'acidité de ces composés a provoqué une action nocive sur le *Chlorella* et cela est si vrai, que les rendements des milieux préparés avec le citrate monopotassique sont moins forts que ceux renfermant le citrate bipotassique : je rappelle que ces solutions possèdent les mêmes quantités de carbone et ne diffèrent que par leur acidité.

Tous les liquides de culture de la seconde série (durée de végétation : 130 jours) étaient alcalins au moment de la récolte. Les milieux témoins ont nécessité $0^{cmc},15$ de solution normale décime de soude pour leur neutralisation, tandis que ceux contenant les sels organiques en ont exigé $0^{cmc},45$ environ. Or ces derniers étaient, au début, beaucoup plus acides que les premiers : l'acide organique a donc été absorbé.

En résumé, d'après ces expériences, les sels acides organiques de potassium sont bien absorbés par le *Chlorella*, mais aux doses utilisées, probablement trop élevées, je ne puis affirmer leur assimilation.

On peut remarquer que l'acidité organique des milieux constitués avec les sels acides est cinq fois plus forte que celle des milieux préparés avec les acides libres. Cependant la toxicité des premiers est bien moindre que la toxicité des seconds : la partie combinée de l'acide semble donc être la plus nocive. Autrement dit, les actions toxiques et partant nutritives, produites sur le Végétal par deux acidités égales, au point de vue de leur neutralisation volumétrique par une solution alcaline, l'une à l'état libre, l'autre à l'état de sel acide, sont tout à fait différentes : celle-là est plus nuisible que celle-ci. Comme la thermochimie apprend que les énergies chimiques des diverses fonctions acides d'un acide polyvalent sont inégales, peut-être y a-t-il une relation de cause à effet entre l'énergie chimique et la toxicité de ces fonctions.

§ III. — RENDEMENT DES CULTURES DE *CHLORELLA* EN PRÉSENCE DES « SELS NEUTRES »

Comme pour les sels acides, j'exprimerai les concentrations de ces sels neutres en poids d'acide qu'ils contiennent. Ces poids sont d'ailleurs les mêmes que ceux du paragraphe précédent.

TABLEAU V.

Rendement des cultures de Chlorella, *faites en 1912, dans les milieux « sels neutres ».*
(durée : 120 jours).

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION en acide p. 100 (milligr.).	POIDS sec (milligr.).	ACIDITE DES MILIEUX (cent. cubes sol. soude $\frac{N}{10}$).		
			Avec plante.		Sans plante
			Acidité initiale.	Acidité finale.	Acidité finale.
Molisch (témoin)	»	**33,5**	**0,6**	**0,2**	**0.6**
Molisch + KCl	»	28	0,6	0,2	0,6
Molisch + K^2SO^4	»	30	0,6	0,2	0,6
Molisch glucosé	66	61	0,6	alcalin	0,6
Malate bipotassique	67	37	0,6	—	0,6
Tartrate —	75	49	0,6	—	0,6
Succinate —	59	50	0,6	—	0,6
Oxalate —	63	68,5	0,6	—	0,6
Citrate tripotassique	70	61	0,6	—	0,6

Les rendements sont, cette fois, très favorables aux composés organiques et pour tous. Les poids secs obtenus avec les milieux Molisch additionnés de chlorure et de sulfate de potassium sont inférieurs à celui du Molisch seul. Ce fait tient à la quantité assez forte de potassium que renferment ces doses de composés minéraux, plutôt qu'aux radicaux acides, car le chlore est indifférent et l'acide sulfurique un bon aliment pour la Plante. L'action heureuse des sels organiques neutres ressort ainsi d'autant plus, puisqu'ils ont même teneur en potassium que les sels minéraux.

Tableau VI.

Rendement des cultures de Chlorella, *faites en* 1913, *dans les milieux « sels neutres ».*

MILIEUX de culture.	CONCENTRATION en acide p. 100 (en milligr.).	DURÉE : 70 JOURS.				DURÉE : 130 JOURS.			
		POIDS SEC (en milligr.).	ACIDITÉ DES MILIEUX (cent. cub. de sol. soude $\frac{N}{10}$).			POIDS SEC (en milligr.).	ACIDITÉ DES MILIEUX (cent. cub. de sol. soude $\frac{N}{10}$).		
			Avec plante.		Sans plante.		Avec plante.		plante
			Acidité initiale.	Acidité finale.	Acidité finale.		Acidité initiale.	Acidité finale.	Acidité finale.
Molisch (témoin).	»	**18**	**0,7**	**alcalin**	**0,7**	**35**	**0,7**	**alcalin**	**0,7**
Molisch + KCl...	»	18	0,7	alcalin	0,7	38	0,7	alcalin	0,7
Molisch + K^2SO^4.	»	26	0,7	—	0,7	40	0,7	—	0,7
Molisch glucosé.	33	37	0,7	—	0,7	55,5	0,7	—	0,7
Malate bipotassique..	34	35	0,7	—	0,7	47	0,7	—	0,7
Tartrate —	38	33	0,7	—	0,7	41	0,7	—	0,7
Succinate —	30	34	0,7	—	0,7	45	0,7	—	0,7
Oxalate —	32	35	0,7	—	0,7	58	0,7	—	0,6
Citrate tripotassique.	35	30	0,7	—	0,7	52	0,7	—	0,6

Les rendements des cultures faites en présence des sels neutres sont supérieurs, très supérieurs même, pour la plupart d'entre eux, à ceux des divers milieux témoins. Ces sels sont stables et j'ai constaté que leurs solutions deviennent fortement alcalines, beaucoup plus que les solutions témoins. C'est ainsi que ces dernières ne parviennent guère qu'à une alcalinité variant entre $0^{cmc},1$ à $0^{cmc},2$ de solution normale décime, tandis que les premières atteignent $0^{cmc},6$ (citrate, malate, succinate).

Le *Chlorella* paraît donc préférer, pour son développement, un milieu alcalin : peut-être est-ce la cause de sa grande susceptibilité à l'action des acides libres et sels acides.

On peut rendre apparent le changement de réaction des liquides de culture en y ajoutant, lors de leur ensemencement, une goutte de phénol phtaléine. Au bout d'un certain temps, on voit les solutions devenir rouges. Si on les neutralise aseptiquement à l'aide d'une solution d'acide sulfurique décinormale, on remarque à nouveau une nouvelle coloration. On peut ainsi continuer ces neutralisations jusqu'à disparition complète des acides organiques combinés ; à partir de ce moment, les solutions restent incolores, très probablement par le léger dégagement d'acide carbonique qui reste libre et dissous, puis l'Algue jaunit et meurt.

En résumé, les résultats consignés dans les deux précédents tableaux prouvent indubitablement que les sels organiques neutres de potassium sont absorbés et assimilés par le *Chlorella*. Et leur action nutritive est surtout due à l'acide organique qu'ils renferment.

Leur toxicité est relativement faible, car, sauf pour l'oxalate, ils permettent le développement de l'Algue à des doses égales au 1/25 des poids moléculaires des acides, c'est-à-dire environ 0^{gr}, 50 p. 100 ; je n'ai pas dépassé ce poids.

§ IV. — ÉCHANGES GAZEUX A L'OBSCURITÉ

Voici, en un tableau, les quotients respiratoires trouvés avec le *Chlorella*, pour tous les milieux de culture et pour les deux années 1912 et 1913.

La détermination de ces quotients se fait assez facilement si l'on suit la technique que j'ai exposée dans le premier chapitre. La durée de la respiration, qui est de vingt-quatre heures, peut être prolongée sans aucun inconvénient, puisque l'Algue se trouve sur un substratum imprégné de son milieu de culture. Dans ce cas, il est tout simplement nécessaire d'augmenter le volume de l'air confiné afin que le taux de l'oxygène ne descende pas au-dessous de 8 p. 100, environ.

L'intensité respiratoire serait très intéressante également à connaître, mais il faut, pour cela, obtenir le poids frais de *Chlorella* soumis à la respiration. Cette détermination est par trop délicate, en raison de la quantité si minime d'Algue à expérimenter.

TABLEAU VII.

Quotients respiratoires de Chlorella vulgaris *cultivé dans les milieux renfermant les acides libres, les sels acides et neutres de potassium.*

MILIEUX de culture.	EXPÉRIENCES de l'année 1912.		EXPÉRIENCES de l'année 1913.	
	Concentration en acide.	Quotient respiratoire.	Concentration en acide.	Quotient respiratoire.
Molisch (témoin)...........	»	**0,77**	»	**0,80**
Molisch glucosé............	6,6	0,81	3,3	0,83
Acide succinique...........	5,9	0,91	3	0,93
— oxalique.............	6,3	0,95	3,2	0,96
— citrique..............	7	»	3,5	0,94
Molisch glucosé...........	66	0,86	33	0,85
Malate monopotassique...	67	0,96	33,5	0,92
Tartrate — ..	75	»	38	»
Succinate — ..	59	0,96	29,5	0,90
Oxalate — .	63	0,85	31,5	0,90
Citrate — ..	70	»	35	0,93
Citrate bipotassique........	70	0,82	35	0,86
Molisch + KCl.............	»	0,78	»	0,79
Molisch + K^2SO^4...........	»	0,80	»	0,82
Malate bipotassique......	67	0,81	33,5	0,82
Tartrate —	75	0,83	38	0,81
Succinate —	59	0,77	29,5	0,80
Oxalate —	63	0,76	31,5	0,81
Citrate tripotassique........	70	0,77	35	0,79

Les chiffres obtenus pour les deux années 1912 et 1913 sont assez concordants.

Les acides libres et les sels acides augmentent notablement le coefficient respiratoire, mais il faut, très probablement, attribuer cette action à la toxicité de ces composés.

Les sels neutres ne changent guère le quotient respiratoire.

CHAPITRE III

CULTURES EN ATMOSPHÈRE CONFINÉE

§ I. — RENDEMENT DES CULTURES DE *CHLORELLA*, EN PRÉSENCE DES ACIDES ORGANIQUES LIBRES ET DE LEURS SELS DE POTASSIUM.

Ces cultures, faites en 1912, ont été obtenues en bouchant les boîtes de Roux, aussitôt après leur ensemencement, avec des bouchons en liège paraffinés. J'ai pris exactement les mêmes précautions que pour les cultures en air confiné dont il a été question au sujet des Phanérogames.

Les acides libres ont tous été mortels pour le *Chlorella*.

Dans les milieux constitués avec les sels acides et neutres, l'Algue s'est si peu développée qu'il m'a été impossible de la recueillir pour la peser. Les rendements, à en juger par celui donné par l'oxalate acide et qui a pu être déterminé pondéralement, pouvaient être de l'ordre du milligramme dans le milieu témoin de Molisch et s'élever à 3 milligrammes dans les milieux organiques les plus favorables. Aussi vais-je les apprécier quantitativement, en prenant comme terme de comparaison le rendement du milieu Molisch que je considérerai comme « passable ».

TABLEAU VIII.
Rendement des cultures de Chlorella, *faites en 1912, dans les milieux renfermant les acides organiques combinés*

MILIEUX de culture.	Concentration en acide p. 100. (Milligrammes.)	SELS ACIDES DE POTASSIUM.			SELS NEUTRES DE POTASSIUM.		
		Appréciation de la culture.	Acidité des milieux. (c. c. soude $\frac{N}{10}$)		Appréciation de la culture.	Acidité des milieux. (c. c. soude $\frac{N}{10}$)	
			Initiale.	Finale.		Initiale.	Finale.
Molisch	»	Passable.	**0,6**	**0,6**	Passable.	**0,6**	**0,6**
Molisch + KCl.....	»	Ass. belle.	0,6	0,6	Médiocre.	0,6	0,6
Molisch + K^2SO^4...	»	—	0,6	0,65	—	0,6	0,5
Molisch glucosé ...	66	—	0,6	0,2	Ass. belle.	0,6	0,2
Malate............	67	Médiocre.	5,6	4,3	Ass. belle.	0,6	Alcaline.
Tartrate	75	Nulle.	5,6	»	Nulle.	0,6	»
Succinate.........	59	Belle.	5,6	4,3	—	0,6	»
Oxalate...........	63	12 millig.	5,6	2	—	0,6	»
Citrate monopotas.	70	Ass. belle.	7,3	4,2	»	»	»
Citrate bipotas....	70	Belle.	3,9	Alcaline.	—	0,6	»

Ces résultats, peu favorables aux acides et à leurs combinaisons, sont à rapprocher de ceux obtenus avec le saccharose par Charpentier, avec le *Cystococcus humicola*, en milieu également confiné et avec ceux de Bokorny et Kufferath dans l'obscurité. Il semble que le *Chlorella* ne peut parvenir à disloquer la combinaison potassique, pour tirer parti de l'acide organique. Cependant quelques rares milieux ont donné des rendements un peu supérieurs, en apparence, à ceux des milieux témoins. Mais il faut avouer que ces expériences ne sont guère probantes, au point de vue de l'utilisation des sels organiques.

En résumé, en air confiné, le *Chlorella* ne paraît pas assimiler les acides organiques étudiés ainsi que leurs combinaisons, du moins dans les conditions où je me suis placé.

Conclusions générales de la deuxième partie.

En atmosphère libre, les acides organiques étudiés, ainsi que leurs combinaisons potassiques, sont absorbés par les Algues.

Mais, tandis que les sels neutres de potassium sont parfaitement assimilés, les acides libres et leurs sels acides, aux doses auxquelles je les ai expérimentés, ne le sont pas. Ces derniers résultats sont la conséquence de l'extrême sensibilité des Algues à l'action de l'acidité organique du milieu dans lequel elles se trouvent. Ces plantes, en effet, paraissent plutôt se complaire dans un milieu légèrement alcalin. Aussi n'est-il pas douteux, qu'essayés à des doses très minimes, qu'il faudrait d'autant plus souvent renouveler, les acides libres et leurs sels acides seraient également utilisés. C'est ainsi, d'ailleurs, qu'elles procèdent en présence des sels neutres : elles provoquent la mise en liberté d'une quantité infinitésimale d'acide, qui est aussitôt assimilée et remplacée par une autre de même grandeur qui subit le même sort et ainsi de suite.

En atmosphère confinée, ni les acides, ni leurs sels acides et neutres de potassium ne sont assimilés, du moins d'une façon bien nette.

TROISIÈME PARTIE

NUTRITION CARBONÉE DES CHAMPIGNONS A L'AIDE DES ACIDES ORGANIQUES LIBRES ET COMBINÉS

HISTORIQUE ET PLAN

On sait depuis fort longtemps que les sucres et acides organiques sont, en général, d'excellents aliments pour les Champignons, en particulier pour les Moisissures. Mais l'étude rationnelle de leur nutrition, comme l'a dit Duclaux, « a été impossible tant qu'on n'a su les cultiver que sur des milieux organiques complexes, dont la composition était toujours mal connue et où la nature et la quantité de l'aliment étaient également incertaines ». C'est donc à Pasteur, qui le premier constitua des milieux artificiels propres à la nutrition des Levures et des « Mucédinées », qu'il faut logiquement faire remonter cet historique.

Jodin, en 1862, remplaça dans ses liquides de culture, le sucre par la glycérine, les acides tartrique, succinique, lactique, acétique et oxalique. Il obtint de belles récoltes, mais il laissait croître à leur gré tous les organismes qui voulaient bien s'y développer, sans même en déterminer les espèces.

Bien que Raulin, 1869, dans son travail, resté toujours classique, avait surtout en vue l'étude de la nutrition minérale de l'*Aspergillus niger*, il détermina néanmoins l'influence, sur la récolte fungique, de doses de plus en plus élevées d'acide tartrique. Les concentrations comprises entre 1 et 63 grammes par litre lui ont fourni un poids sec à peu près constant : ce qui ne s'expliquerait guère, dit Duclaux, si l'acide était un aliment comparable au sucre. Mais, au-dessus de 63 grammes par litre, ce poids sec diminue et devient nul pour une teneur en acide de 250 grammes.

D'après Stutzer, 1877, et Nægeli, 1880, aucun Champignon ne peut se développer dans un milieu de culture où l'acide formique se trouve comme unique source de carbone (ce n'est pas l'opinion de Bruhne), tandis que l'acide acétique est nutritif. L'acide oxalique n'a donné aucun résultat positif à Nægeli, contrairement aux acides acétique, lactique, tartrique, citrique, succinique, qui ont produit de belles cultures.

Cependant Diakonow, 1887, affirme que le *Penicillium glaucum* se développe dans un milieu ne renfermant que du formiate de potassium, comme seul aliment carboné. La liqueur devient alcaline par la mise en liberté de potassium combiné à l'acide brûlé, et, si on neutralise avec de l'acide formique, on constate l'utilisation d'une nouvelle quantité de cet acide.

Duclaux, 1885, dans son étude « Sur la valeur alimentaire de quelques substances pour l'*Aspergillus niger* », montre que l'acide acétique est brûlé jusqu'à la concentration de 8 à 10 p. 100 et l'acide butyrique jusque 1 à 2 grammes par litre. Dans un mélange des trois acides, acétique, tartrique et butyrique, l'*Aspergillus* consomme d'abord le premier, puis le second et enfin le troisième.

E. Laurent, en 1889, détermina avec beaucoup d'exactitude, à l'aide d'une levure de bière haute, la valeur nutritive carbonée d'un grand nombre de substances organiques. Il précisa également les conditions de formation du glycogène qui avait été découvert dans les cellules de ce microorganisme par Errera. Les acides organiques utilisables par ce Champignon sont, à la dose de 1 p. 100 :

Acide	citrique	et	citrates.
—	succinique	et	succinates.
—	lactique	et	lactates.
—	malique	et	malates.
—	tartrique	et	tartrates.
»	»	»	acétates.
—	mucique	»	»
—	fumarique	»	»

Ces expériences furent reprises en 1896 par Bokorny, qui obtint sensiblement les mêmes résultats : l'acide succinique, pourtant, se montra mauvais aliment.

D'après Linossier et Roux, 1890, l'acide lactique est un bon aliment pour les Champignons et l'acide tartrique serait le meilleur pour certains.

Dans son intéressant travail, Elfing, en 1890, expose les résultats de ses nombreuses cultures avec un *Briaræa* et un *Penicillium*, développés à l'obscurité et à la lumière. Il désirait surtout s'assurer si l'action de la lumière ne dépendait pas, à la fois, et du Champignon et de la composition du milieu nutritif. Pour cela, il compose une grande variété de milieux avec les dextroses, la mannite et, ce qui m'intéresse surtout, avec l'acide malique. Cet acide a produit des cultures très médiocres. Résultat prévu, dit Duclaux, car l'acide malique est connu comme un corps très résistant, presque comme un antiseptique.

Wehmer, 1892, remarqua que les acides organiques, même considérés comme alimentaires, exerçaient une influence néfaste sur la germination du *Penicillium glaucum* et de l'*Aspergillus niger*. C'est également ce qu'a trouvé Lesage, en 1896, avec les vapeurs d'acide acétique.

Beijerinck, 1893, prétend que les acétates et l'acide succinique sont utilisés par les « Mycodermes.

Krüger, 1894, constate que 0gr,25 de tartrate d'ammonium p. 100 provoque un beau développement de *Prototheca Zopfii* et de *P. moriformis*.

J. Laborde, 1896, fit une étude biologique complète de l'*Eurotiopsis Gayoni*, nouvel ascomycète qu'il découvrit sur de l'empois d'amidon. Ce Champignon se comporte ainsi, vis-à-vis des acides organiques qu'on lui fournit à la dose de 5 p. 100 : les acides tartrique et citrique ne sont pas décomposés, ni par les spores, ni par le mycélium. L'acide oxalique est brûlé par la plante adulte seulement. Les acides lactique, succinique et malique permettent le développement des spores; ce dernier, pourtant, est inférieur aux autres et se rapprocherait plutôt de l'acide tartrique. On voit, dit cet auteur, que la Moisissure éprouve des difficultés de plus en plus grandes pour détruire la molécule d'acide, à mesure que celle-ci se complique. Les acides volatils, formique à 1 p. 100, acétique et propionique à 2 p. 100, butyrique à 0,80 p. 100, exercent déjà une action toxique sur ce Champignon. Laborde a également étudié l'influence de quelques-uns de ces acides sur le rendement p. 100 de l'aliment consommé. Il a trouvé que les acides organiques, lactique et succinique, fournissent un rendement peu élevé par rapport aux sucres.

La même année, Schukow s'est demandé si les levures pures de vin, de brasserie, de distillerie pouvaient consommer divers acides comme malique, tartrique, citrique, succinique, à des concentrations de 9 à 10 p. 1000. Ses conclusions sont que tous ces composés sont parfaitement utilisés : l'acide citrique l'est beaucoup plus que l'acide malique, celui-ci plus que les acides lactique et succinique.

Bruhne (1), avec l'*Hormodendron hordei*, a trouvé que l'acide succinique était un bon aliment, mais que l'acide tartrique n'était pas assimilé et l'acide citrique sans valeur.

Müller-Thurgau avait aussi remarqué, toujours eu 1896, qu'en laissant vieillir une levure dans le vin qu'elle avait produit, l'acidité diminuait d'une façon très nette et que cet organisme en était surtout la cause.

Gerber, en 1897, dans sa thèse si remarquable « La maturation des fruits charnus », nous fait connaître quelques résultats très intéressants et assez inattendus sur la nutrition du *Sterigmatocystis nigra* dans un milieu de Raulin saccharosé et additionné de chacun des acides malique, tartrique et citrique : à 20°, ce Champignon assimile aussi bien le saccharose que les acides et à 35°, ces derniers sont préférés au sucre.

Pour Kayser et Boullanger, 1898, l'acide acétique et divers acides volatils peuvent être consommés par les Levures.

Duggar, 1901, contrairement à Wehner, prétend que les acides organiques auraient une action excitatrice sur la germination de *Penicillium* et de l'*Aspergillus*. Le poids des récoltes et le rendement sont augmentés.

Meier, également, a vu que beaucoup d'acides organiques oxygénés sont brûlés par le *Penicillium*.

Meissner, 1901, cultiva les *Mycoderma aceti* et *cerevisiæ* sur du moût de bière acidifié par l'acide acétique et constata sa destruction. L'acide malique était favorable pour certaines races de Levures et nuisible pour d'autres. Mais, dans des solutions ne renfermant que des acides organiques comme source de carbone, le même auteur observa que l'acide tartrique ne convenait pas pour la nutrition des cellules de Mycoderme, tandis que les acides lactique, citrique et succinique étaient très favorables. Seifert, dès 1899, était arrivé aux mêmes résultats.

---

(1) Cité d'après Lafar.

Went (1) trouve que les acétates, lactates, succinates, malates, tartrates sont peu utilisables pour *Monilia* et les citrates pas du tout.

Artari, 1904, expérimentant sur le *Saccharomyces Zopfii* a constaté que les acides tartrique et citrique sont bien utilisés ; les lactates, peu ; les malates, mal.

Otto Ripke, en 1910, fit des recherches très originales sur l'action des Champignons imparfaits sur les acides organiques. Il avait surtout en vue de connaître le processus de décomposition de ces composés et de se rendre compte si celle-ci était due ou non à des réactions chimiques provoquées par la vie des Champignons. A cet effet, il a entrepris de nombreux essais avec des Champignons vivants et tués. La seule partie de son travail qui m'intéresse, a trait aux cultures des *Mycoderma cerevisiæ*, *aceti* ; du *Monilia candida* et *Oidium lactis*, dans le milieu de Uschinsky renfermant les acides organiques à des concentrations comprises entre 0,33 et 3 p. 100. Il est important de remarquer que les acides organiques ne constituaient pas la seule source de carbone offerte aux divers Champignons imparfaits : le milieu de Uschinsky renferme, en effet, de la glycérine et de l'asparagine. Voici les résultats trouvés après un mois et demi de culture : l'acide formique, à la concentration de 0,33 p. 100 au maximum, permet au *Monilia* seul de se développer, 77 p. 100 de l'acide sont consommés. Dans l'acide acétique à 1,12 p. 100, c'est le *Mycoderma cerevisiæ* seul qui peut vivre, 2 p. 100 d'acide sont brûlés. Aucun développement dans l'acide butyrique. Les acides succinique et lactique sont de bons aliments pour le *cerevisiæ* et l'*Oidium*, 80 p. 100 de ces corps disparaissent. Dans l'acide malique, le *cerevisiæ* seul ne se développe pas, tandis que dans l'acide citrique c'est l'*aceti*. Avec ce dernier acide, un fait intéressant a été constaté par Ripke : l'*Oidium*, quoique ayant fourni un beau développement, n'a consommé aucune trace d'acide.

Comme dernier travail, je citerai celui tout récent de Kiesel, en 1913, sur « L'action de divers acides et sels d'acides sur le développement de l'*Aspergillus niger* ». Cet auteur a déterminé, en milieu Raulin, l'activité comparative des acides et des sels vis-à-vis des trois phénomènes suivants : la germination, la formation du mycélium et la formation des conidies. C'est, en somme, une étude de toxicité qui ne rentre pas dans le cadre de mes recherches. Cependant la dernière partie de ce travail si précis offre un certain intérêt pour moi ; elle concerne le changement de l'acidité des cultures en présence d'acides pendant le développement de la Plante, fait qui, d'après Kiesel, serait assez général : l'acidité augmente au début pour diminuer après. La cause qui paraît être très complexe avec l'*Aspergillus niger*, serait due à la formation d'acides inconnus, et aussi, en partie, à des acides minéraux mis en liberté, dit cet auteur.

---

(1) Cité d'après Lafar.

Fernbach avait déjà signalé cette particularité avec le même *Aspergillus* précisément, en milieu glucosé et l'avait attribuée « à la formation bien connue d'acide oxalique ». Laborde, lui, a constaté avec son *Eurotiopsis*, une augmentation de l'acidité du milieu en présence des sels ammoniacaux et une diminution avec les nitrates. Tanret, également, avait obtenu un accroissement d'acidité dans le cas où il introduisait beaucoup de sels ammoniacaux dans le liquide de culture et l'expliquait par la mise en liberté des acides minéraux.

En somme, aucune étude d'ensemble complète n'a été faite sur la nutrition des Champignons, en particulier des Périsporiacées, par les acides organiques et leurs sels, surtout. Les travaux cités dans l'historique précédent sont, en général, plutôt conçus dans le but de savoir si tel ou tel acide organique est favorable ou non au développement des Champignons que d'en mesurer la valeur nutritive absolue : il y est, en effet, rarement question de poids sec des récoltes fongiques. De plus, les milieux de culture employés renferment, le plus souvent, d'autres corps carbonés que les acides organiques à expérimenter.

Je diviserai cette partie de mon travail en trois chapitres. Dans le premier je décrirai la technique suivie pour ces recherches. Dans les deuxième et troisième j'exposerai les résultats obtenus respectivement avec les acides libres et leurs sels de sodium, acides et neutres.

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUE

1° *Choix du Champignon.* — J'ai eu recours, comme sujet d'expérience, au *Penicillium glaucum* (Link). C'est, des Champignons, le moins délicat sur le choix de ses aliments, dit Duclaux et le plus ubiquiste, comme l'écrit Alfred le Renard. De plus, le cycle de son développement est plus long que celui de l'*Aspergillus niger*, mis tant à contribution depuis Raulin, ce qui permet de suivre plus facilement l'utilisation des acides qu'on lui fournit.

2° *Milieu de culture adopté.* — Le milieu de culture de Raulin a été adopté, avec quelques légères modifications indispensables : le sucre et l'acide tartrique ont été supprimés et les carbonates de potassium et de magnésium remplacés par les sulfates correspondants ; de plus, un peu de calcium a été ajouté, selon la recommandation de Duclaux.

Voici d'ailleurs la formule exacte de ce Raulin modifié :

	Grammes.
Nitrate d'ammonium	0,266.
Phosphate acide d'ammonium	0,04.
Sulfate de magnésium	0,026.
— de potassium	0,04.
— d'ammonium	0,017.
— de zinc	0,0046.
— de fer	0,0046.
Silicate de potassium	0,0046.
Nitrate de calcium	0,01.
Eau distillée	100 cent. cubes.

dans lequel ne rentre aucune trace de carbone. Tout développement de Champignon est donc absolument impossible dans un tel milieu sans carbone.

3° *Concentration des acides organiques à expérimenter.* — Les acides organiques a étudier sont introduits dans 100 centimètres cubes de ce milieu, à des doses telles, équimoléculaires pour la plupart, que toutes les cultures renferment rigoureusement la même quantité de carbone ainsi que la même acidité (1). Ces conditions physico-chimiques sont surtout très importantes à réaliser ici, où, contrairement aux Phanérogames et Algues, leurs solutions sont très concentrées. Cependant je crois être le premier qui, dans de telles recherches, ait appliqué ces règles : les divers auteurs se sont contentés, en effet, de dissoudre dans leurs milieux de culture poids égaux d'acides. Ceux-ci possédant des poids moléculaires assez différents, il en résulte que les quantités de carbone offertes au végétal, les acidités et les forces osmotiques sont très inégales. Il est donc bien téméraire, en procédant ainsi, de comparer entre elles les valeurs nutritives de ces composés organiques.

Pour mieux fixer les idées sur les résultats obtenus, j'ai fait des cultures témoins avec du glucose dont la teneur en carbone était exactement la même que celle des acides.

J'ai déterminé, tout d'abord, par des essais préliminaires, les concentrations acides favorables au développement du *Penicillium* qu'il ne faut pas dépasser, sous peine de voir intervenir une action par trop toxique. Ces concentrations limites sont le 1/25e des poids moléculaires p. 100, sauf pour l'acide oxalique. J'ai, dès lors, adopté pour la plupart des acides organiques, les 1/25e, 1/50e et 1/100e de leurs poids moléculaires (P. M.) p. 100, dont voici la représentation en grammes :

	1/25e du P. M.	1/50e du P. M.	1/100e du P. M.
Acide malique........	5,36	2,68	1,34
— tartrique	6	3	1,50
— citrique.........	5,60	2,80	1,40
— succinique......	4,72	2,36	1,18
— oxalique........	10,08	5,04	2,52
Glucose	5,28	2,64	1,32

Pour l'acide citrique et le glucose, ces chiffres ne correspondent pas à ces fractions de leurs poids moléculaires, mais bien à des teneurs égales en carbone, ce qui entraîne pour le premier une acidité égale à celle des autres acides (2). Je dirai de suite, pour ne plus y revenir, que l'acide oxalique a été constamment mortel à ces doses pour le *Penicillium*. A celle de 0gr,25 même, il ne permet le développement que d'un léger duvet blanchâtre dont le poids sec a atteint $0^{gr},03$ au bout de trente jours de végétation.

---

(1) Sauf pour l'acide oxalique, qui d'ailleurs n'a fourni aucune culture.

(1) Sauf pour l'acide oxalique. — Voir au sujet de ces particularités la note 2, page 304.

4° *Préparation des milieux de culture renfermant les sels acides et neutres.* — Les sels acides et neutres ont été préparés en neutralisant, comme il convient, les mêmes poids d'acides organiques, dissous dans le minimum d'eau redistillée, avec une solution de soude suffisamment concentrée pour que le volume total soit inférieur à 50 centimètres cubes. On parfait ce volume avec de l'eau redistillée et on ajoute 50 centimètres cubes de liquide de Raulin d'une concentration deux fois plus forte que celle du milieu dont j'ai donné la formule. Le sodium a été choisi de préférence, pour les motifs suivants : il ne possède, au point de vue nutritif, aucune action et, de plus, ses combinaisons organiques sont toutes très solubles.

5° *Récipients employés pour le développement des cultures.* — Les milieux de culture, dont le volume est, je le répète, de 100 centimètres cubes, ont été contenus d'abord dans des matras de 750 centimètres cubes, aussi semblables que possible : la couche liquide avait environ trois centimètres d'épaisseur. Pendant deux ans, les nombreux développements de mon *Penicillium* se sont parfaitement effectués à 26° ; puis, brusquement, les mycélium se sont ensuite immergés. J'ai donc abandonné ces vases et ai adopté les boîtes de Roux de un litre, dans lesquelles la hauteur du liquide n'était plus que de quelques millimètres et que j'ai placées sur une table du laboratoire, dont la température était de 20-22°. Comme Alfred le Renard, j'ai remarqué que la lumière accélérait la sporulation, tout en lui donnant un ton vert plus vif et augmentait notablement la transpiration.

6° *Ensemencement des milieux de culture.* — Toutes ces solutions, ainsi préparées, sont ensuite stérilisées à l'autoclave et ensemencées. L'ensemencement, dans ce genre d'expériences comparatives, est, comme chez les Algues, assez délicat, car il faut, autant que possible, répartir dans tous les vases, je ne dirai pas un nombre égal de spores, c'est évidemment impossible, mais des quantités aussi peu différentes les unes des autres. Voici comment j'ai opéré : d'une culture sur carotte, renouvelée aussi souvent qu'il était nécessaire, je prélevais, avec une öse, des spores de *Penicillium* que je transportais dans un petit matras renfermant 50 centimètres cubes de Raulin modifié, glucosé à 1 p. 100 et quelques morceaux de ponce ; le tout était stérilisé, au préalable. Le *Penicillium* se développait donc dans un milieu non acide et quand les spores étaient bien mûres, c'est-à-dire vert foncé, on décantait le liquide et on le remplaçait par de l'eau redistillée. Après plusieurs lavages, toujours aseptiquement faits, on ajoutait environ 50 centimètres cubes d'eau stérilisée et on agitait le matras énergiquement. Le mycélium, peu épais, facilement désagrégé par la ponce, abandonnait ses spores au liquide. On filtrait ensuite, toujours aseptiquement, dans un petit appareil stérilisé, composé d'un petit matras dont le goulot était obturé par un gros tube effilé entouré de coton. Ce tube bouché à l'ouate contenait, reposant sur sa partie rétrécie, un petit tampon de coton hydrophile très peu tassé. Le tout constituait ainsi un appareil de filtration aseptique, qui laissait passer les spores dans le matras et retenait la presque totalité du mycélium. On était dès lors en possession d'une suspension très riche de spores, de couleur verdâtre, dont on prélevait un centimètre cube pour ensemencer chaque liquide de culture.

7° *Récolte du mycélium. — Détermination de son poids sec. — Calcul du rendement pour 100 grammes d'aliment consommé.* — Pour récolter le Champignon, on retournait brutalement le vase sur une capsule à fond plat dans laquelle le liquide l'entraînait avec lui. Saisi avec une pince pour le laisser égoutter, on le comprimait dans la main afin d'en extraire la solution nutritive le plus possible. Après trois courtes macérations successives de son mycélium dans l'eau distillée qu'il absorbe comme une éponge et suivies d'expressions, on pouvait le considérer comme suffisamment bien lavé. Les eaux de lavage recueillies et réunies au liquide nutritif de façon à obtenir, au besoin avec de l'eau distillée, un volume total de 150 centimètres cubes, étaient portées à l'ébullition et filtrées soigneusement : ce sera la liqueur A. Le mycélium asséché ensuite entre deux feuilles de papier-filtre était porté et maintenu dans l'étuve à 105° pendant quarante-huit heures, puis enfin pesé.

Connaissant le poids sec et la quantité d'acide consommé, il est facile de calculer le rendement p. 100 d'aliment utilisé.

8° *Dosage des acidités totale, fixe et volatile des milieux constitués avec les acides libres.* — Quand il s'agissait de suivre qualitativement la destruction progressive des acides, afin de récolter le Champignon lorsque ceux-ci étaient complètement brûlés, j'ai utilisé, pour les milieux renfermant les acides-alcools, malique, tartrique, citrique, la réaction suffisamment sensible et très simple de Berg et Gerber. Pour l'acide succinique, sur lequel ce réactif n'agit pas, j'ai employé le perchlorure de fer, en liqueur neutre.

Mais quand il fallait déterminer la quantité d'acide organique qui restait dans la culture, à un moment donné du développement du Champignon, j'ai procédé d'une façon différente de celle suivie jusqu'ici et qui consistait à doser l'acidité du milieu tel quel, à l'aide d'une liqueur alcaline titrée. Cette méthode est entachée d'une erreur qui peut atteindre $0^{gr},20$ p. 100 en plus et qui tient à ce qu'elle englobe un acide minéral, l'acide nitrique (1), libéré de sa combinaison ammoniacale par le *Penicillum glaucum*. La présence de cet acide, à l'état libre, est très intéressante : elle a déjà été signalée à diverses reprises comme probable, mais jamais ses variations dans le cours d'un développement mycélien n'ont été étudiées. Je reviendrai d'ailleurs sur ce point dans un travail ultérieur, car il a une importance réelle et à ce titre il mérite d'être examiné de plus près.

On prélève dans la liqueur A précédente, refroidie à la température du laboratoire, 25 centimètres cubes dont on détermine l'acidité que j'appellerai « totale », en présence de la phtaléine, avec une solution normale ou décinormale de soude, selon la plus ou moins grande quantité d'acide existant. Cette solution neutre est mise de côté pour servir au dosage de l'ammoniaque.

D'autre part, on fait un second et égal prélèvement de la liqueur A que l'on évapore dans une capsule à fond plat, d'abord au bain-marie jusque réduction à 5 centimètres cubes environ et ensuite dans une étuve réglée à 35-40°, où la capsule séjourne aussi longtemps qu'on ne perçoit plus l'odeur d'acide nitrique. Il n'y a aucun inconvénient à laisser ainsi pendant plusieurs jours les divers acides organiques, sauf l'acide succinique qui, dans ces conditions, est volatil. Ce dernier temps de l'opération est très important à exécuter à cette basse température, car, au bain-marie, l'acide nitrique libre décomposerait une partie de l'acide organique, ou bien celui-ci pourrait déplacer un peu d'acide du nitrate ammoniacal. Et, dans le vide, sa volatilisation ne serait pas suffisamment complète. Le résidu sec, ainsi obtenu, est dissous dans un peu d'eau distillée neutre et son acidité est dosée par acidimétrie : c'est ce que je nommerai « acidité fixe », uniquement due (1) à l'acide organique. Il est maintenant facile de rapporter les acidités précédentes au volume total du milieu, en multipliant les résultats trouvés par six.

---

(1) Les autres acides minéraux peuvent également être mis en liberté, en partie, mais ils n'existent dans le milieu Raulin qu'en proportions minimes.

L'acidité fixe soustraite de l'acidité totale, donnera « l'acidité volatile » attribuée à l'acide nitrique, comme je m'en suis rendu compte et que j'exprimerai en centimètres cubes de solution décinormale de soude. Une semblable appellation peut ne pas être heureuse, mais, si je l'ai adoptée, c'est parce qu'elle contraste avec l'acidité fixe et que, de plus, cet acide est dosé par volatilisation. Jamais, dans les milieux de culture acides et glucosés, il ne s'est formé d'acide oxalique, ni d'acide organique volatil, ni d'azotite. Dans les seuls milieux renfermant les citrates mono et bisodiques j'ai décelé la présence d'acide oxalique.

La quantité totale d'acide nitrique que renferme le liquide de Raulin modifié correspond à 34 centimètres cubes de solution décinormale.

9° *Dosage des acides organiques libres et combinés dans les milieux renfermant les sels acides organiques.* — La détermination de l'acidité telle quelle de ces milieux, qu'on ne peut plus dénommer totale, mais plutôt « apparente », s'effectue par simple dosage acidimétrique. Elle n'a d'ailleurs qu'un intérêt relatif, car elle ne donne aucune indication sur la teneur en acide combiné et, de plus, elle est faussée par la mise en liberté d'acide organique que déplace, de sa combinaison sodique, l'acide nitrique libéré. Néanmoins, elle me permettra de suivre la réaction des milieux de culture et surtout d'obtenir des solutions neutres afin d'y doser l'ammoniaque restant. Quant à la connaissance du poids total d'acide organique libre et combiné, que renferment ces liquides de culture pendant le cours du développement du *Penicillium*, elle peut se faire au moyen de l'artifice suivant : on déplace entièrement l'acide organique combiné par addition, en léger excès, d'acide nitrique pur ou dilué, en présence d'un orangé 3 Poirier qui ne vire nettement qu'au contact des acides minéraux forts. On se trouve ainsi dans les mêmes conditions que pour le dosage de l'acidité fixe des milieux acides précédents.

---

(1) Et aussi à quelques traces d'acides phosphorique et sulfurique.

Il est impossible, en suivant la méthode décrite plus haut, d'apprécier la teneur en acide nitrique libre, puisque celui-ci ne peut exister à cet état dans une solution renfermant un sel organique.

10° *Dosage de l'ammoniaque existant dans les milieux de culture durant le développement du Penicillium.* — J'ai appliqué, pour suivre les variations de l'ammoniaque dans le liquide de culture, le procédé de Ronchèse, devenu classique, qui consiste à ajouter à une solution neutre d'un sel ammoniacal, une solution également neutre de formol : le mélange devient acide par mise en liberté de tout l'acide combiné à l'ammoniaque et formation d'hexaméthylène-amine. De la quantité d'acide que l'on détermine par acidimétrie, en présence de la phtaléine du phénol, on déduit celle de l'ammoniaque. Ce dosage est exécuté dans la liqueur qui a fourni l'acidité apparente, pour les milieux renfermant les sels-acides et dans la liqueur qui a fourni l'acidité totale, pour les milieux acides.

La teneur en ammoniaque de ces milieux, qui ne contiennent aucun acide amidé ou autre corps précipitable par le formol, sera représentée en centimètres cubes de solution décinormale alcaline. Quant à celle du milieu Raulin modifié, de nombreux dosages l'ont fixée à $37^{cmc},5$ pour 100 centimètres cubes.

CHAPITRE II

NUTRITION CARBONÉE A L'AIDE DES ACIDES ORGANIQUES LIBRES

Ce chapitre comprendra trois paragraphes. Dans le premier j'exposerai les résultats obtenus, concernant les poids secs de *Penicillium* et les rendements pour cent grammes d'aliment consommé, avec les cultures provenant de tous les milieux organiques.

Pour ces déterminations, on effectue habituellement les récoltes au moment où l'aliment est complètement disparu des liquides de culture. C'est ainsi que j'ai procédé pour étudier l'influence nutritive de doses croissantes d'acide sur le végétal.

Mais, dans le cours de mes essais, j'ai cru remarquer que les valeurs maxima du poids sec et du rendement p. 100 avaient plutôt une certaine corrélation avec le phénomène, si apparent, de sporulation du Champignon qu'avec l'utilisation complète de l'acide. Aussi, afin d'élucider ce point intéressant, j'ai récolté le mycelium aux trois états végétatifs suivants : 1° au début de la sporulation, caractérisé macroscopiquement par une légère teinte verte du mycélium ; 2° en pleine sporulation, c'est-à-dire lorsque les spores sont vert-franc ; 3° à un stade plus avancé, fixé par la couleur vert-foncé ou brun-vert que prennent ensuite les spores ; et au moment précis où le liquide ne renferme plus d'acide. J'ai ainsi reconnu que tous les rendements et, en général, les poids secs étaient maxima au début de la sporulation et que celle-ci se produisait avant la consommation totale de l'acide organique. Comme, d'une part, la sporulation ne vient que tardivement et que, d'autre part, les diverses récoltes, pour un même acide, sont assez espacées les unes des autres, surtout quand il s'agit d'un végétal qui double son poids en quelques jours, les faits constatés peuvent manquer de précision, dans le temps et bien d'autres ont pu échapper à l'observation. C'est pourquoi j'ai, dans d'autres séries de recherches, prélevé le mycélium à des intervalles de temps beaucoup plus rapprochés : deux ou trois jours. Chacune de ces considérations entraîne une division du paragraphe.

Dans le deuxième, j'étudierai les variations des acidités fixe et volatile, que j'ai définies dans le premier chapitre, des milieux de culture durant le développement du *Penicillium*. Elles me permettront, d'abord, de montrer la formation progressive d'acide nitrique, mis en liberté par l'assimilation d'une quantité correspondante d'ammoniaque du nitrate ammoniacal que renferme normalement le Raulin ; et, ensuite, sa disparition plus ou moins accentuée, selon les besoins en azote du mycélium. Il résulte de cette nutrition azotée du végétal, dont l'origine est double, des fluctuations incessantes, qu'il est utile de connaître, dans la teneur en acide nitrique et en ammoniaque des liquides de culture.

L'acidité volatile est égale, je le rappelle, à la différence entre les acidités totale et fixe : elle n'est pas négligeable puisqu'elle atteint toujours dans chaque milieu, une valeur maxima qui correspond à $0^{gr},20$ environ d'acide nitrique.

La production et la destruction de cet acide minéral sont, en outre, à un tout autre point de vue, très importantes à suivre de près car elles me fourniront l'explication des variations de l'acidité des milieux Raulin ou analogues, signalées par quelques auteurs. Dans les liquides que j'ai expérimentés, sauf celui contenant le glucose, l'augmentation momentanée de leur acidité que Kiesel considère, avec juste raison, comme générale avec l'*Aspergillus niger*, ne peut se constater, comme j'en donnerai plus loin la raison bien simple.

Après avoir dosé les quantités d'acide nitrique libre qui se forme ainsi dans les divers milieux, il était indispensable pour en préciser l'origine, de se renseigner sur les teneurs concomitantes de l'ammoniaque. Et, du rapprochement des chiffres trouvés pour l'un et l'autre je déduirai des remarques sur l'utilisation de l'azote ammoniacal et la mise en liberté d'acide nitrique, dont l'opposition constituera une deuxième preuve, pour ainsi dire biologique, de l'existence à l'état libre de cet acide dans les milieux de culture. Ce sera l'objet du troisième paragraphe.

§ I. — DÉTERMINATION DES POIDS SECS ET DES RENDEMENTS. P. 100 D'ALIMENT CONSOMMÉ DES CULTURES DE *PENICILLIUM.*

A. — Au moment ou l'utilisation des acides est complète.

Ces essais ont pour but de rechercher l'influence nutritive que peuvent exercer, sur le Champignon, des doses croissantes d'acide organique. Ils ont été poursuivis dans des boîtes de Roux, à la température de 20-22° qui est la température optima, d'après Le Renard. J'ai déterminé, en plus des poids secs et des rendements, les quantités restantes d'ammoniaque et les acidités fixe et volatile existant dans les milieux, au moment de chaque récolte. Je rappelle que 100 centimètres cubes du liquide de Raulin modifié renferment des quantités d'ammoniaque et d'acide nitrique correspondant pour le premier à $37^{cmc},5$ et le second à 34 centimètres cubes de solution décinormale alcaline ou acide.

Tableau I.

Poids secs de cultures de Penicillium *et rendements p. 100 d'aliment consommé.*

MILIEUX de culture.	SÉRIE.	Concentration p. 100. (en grammes.)	Durée de la culture. (en jours.)	POIDS sec. (en gr.)	RENDEMENT p. 100.	AMMONIAQUE restant (en c. c. solut. $\frac{N}{10}$)	ACIDITÉS EXISTANTES (en cent. cubes solution $\frac{N}{10}$)		CONSOMMATION (en cent. cubes solution $\frac{N}{10}$)	
							Fixe.	Volatile.	d'AzH^3.	d'AzO^3H
Acide malique...	1	1,34	6	0,290	21,6	18,9	4,8	15	18,6	19
	2	2,68	8	0,510	19	9	4,	23	28,5	11
	3	5,36	12	0,980	18,3	8,4	1,5	1	29,1	33
Acide tartrique ..	1	1,50	12	0,195	13	24,6	6	8,4	12,9	25,6
	2	3	16	0,318	10,6	21	5,2	16	16,5	18
	3	6	22	0,590	9,8	7	0,7	0,6	30,5	33,4
Acide succinique.	1	1,18	6	0,335	28,4	22,8	4	17	14,7	17
	2	2,36	8	0,615	26,1	7,8	3	21	29,7	13
	3	4,72	14	1,080	22,8	5,1	0,3	0,9	32,4	33,1
Acide citrique ...	1	1,40	6	0,257	18,4	20,4	4,5	13,2	17,1	20,8
	2	2,80	8	0,516	18,5	9	3	21,3	28,5	12,7
	3	5,60	12	1,028	18,4	5,4	1,5	3,3	32,1	30,7
Glucose ...	1	1,32	6	0,370	28	16,5	3	17,4	21	16,6
	2	2,64	6	0,820	31,1	11,4	2,5	7,1	26,1	26,9
	3	5,28	6	1,860	35,2	0,6	1,2	2,4	36,9	31,6
Raulin		»	»	»	»	37,5	»	34	»	»

Les chiffres de ce tableau peuvent s'interpréter ainsi :

1° Les rendements des cultures de *Penicillium* diminuent lorsque les concentrations augmentent. Cependant, ici, l'acide citrique paraît n'avoir aucune influence à ce point de vue, mais dans d'autres cultures les rendements ont néanmoins légèrement baissé avec des doses croissantes.

Avec le glucose c'est le contraire qui se produit, mais il constitue un véritable aliment dépourvu, pour ainsi dire, de toute toxicité.

2° En se basant sur les rendements, les acides étudiés se classent, d'après leur action favorable décroissante, de la façon suivante : acides succinique, malique, citrique, tartrique. Les acides malique et citrique, comme cela s'est réalisé chez les Phanérogames, sont à peu près équivalents.

3° Les quantités d'ammoniaque qui restent dans les liquides de culture s'amoindrissent au fur et à mesure que les poids secs augmentent avec les concentrations, ce qui est tout à fait normal. Mais, si cette diminution paraît être en rapport avec l'accroissement du poids sec pour les cultures des première et deuxième séries, elle ne l'est plus pour les cultures des deuxième et troisième. Ainsi, si je prends comme exemple le milieu malique, on constate que le mycélium, pour passer du poids $0^{gr},51$ à celui de $0^{gr},98$, n'a utilisé que l'azote contenu dans $0^{cc},6$ d'ammoniaque décinormale, tandis qu'il en a exigé beaucoup plus, celui de $9^{cmc},9$ d'une même solution, pour accroître son poids de $0^{gr},29$ à $0^{gr},51$.

Il semblerait, en ne considérant que ces chiffres, que le *Penicillium* arrivé à ce dernier stade, n'ait presque plus besoin d'azote pour édifier sa masse protoplasmique, qui, cependant, double approximativement son poids sec, ce qui est bien invraisemblable. Mais, si nous examinons les résultats obtenus pour l'acidité volatile (ou acide nitrique libre) des mêmes cultures, nous voyons que le Champignon a décomposé, dans le dernier des cas précédents, 8 centimètres cubes de solution nitrique décinormale pour $9^{cmc},9$ de solution ammoniacale de même titre ; et, dans le premier, 22 centimètres cubes de solution nitrique pour $0^{cmc},6$ ammoniacale : l'azote nitrique a donc compensé l'azote ammoniacal.

J'exposerai d'ailleurs plus loin, avec détails, l'utilisation comparée de l'azote provenant de ces deux sources pendant le cours du développement mycélien.

4° Quant à l'acidité fixe qui est bien petite à côté de l'acidité volatile, tout au moins pour les deux premières séries de cultures, est-elle due aux acides sulfurique et phosphorique ou bien à des acides inconnus, comme le pense Kiesel pour les cultures avec l'*Aspergillus niger*? je ne m'en suis pas préoccupé : ce serait sortir un peu trop de mon sujet. Cependant, en raison de ce fait que ces acidités fixes diminuent avec l'importance pondérable du mycélium, elles sont vraisemblablement constituées par des corps assimilables. Aussi croirais-je bien volontiers à la présence des acides sulfurique et phosphorique libres.

5° Si pour chaque série de cultures on calcule, comme je l'ai fait, en centimètres cubes de leur solution décinormale, les quantités d'ammoniaque et d'acide nitrique utilisées, on remarque que les cultures de la première série ont prélevé sur ces deux composés une égale proportion d'azote, approximativement. Celles de la deuxième série, un poids d'azote ammoniacal beaucoup plus fort, environ deux fois, que celui d'azote nitrique. Enfin les cultures de la troisième série, très exigeantes à ce point de vue, ont fait appel équitablement à presque toutes les ressources en azote que possèdent ces deux corps. L'acide tartrique seul fait exception, pour les deux premières séries de cultures, mais c'est un aliment médiocre dont l'assimilation est lente.

B. — POIDS SECS ET RENDEMENTS OBTENUS PENDANT ET APRÈS L'UTILISATION DES ACIDES ORGANIQUES.

1° *A divers moments fixés par quelques états végétatifs du* Penicillium *et à celui où l'utilisation des acides est complète.* — Ces expériences ont été faites à l'aide de matras maintenus à la température de 26°, dans une étuve. Ces vases n'offrant pas une aussi grande surface de culture que les boîtes de Roux et la température n'étant pas celle de l'optima, le développement du *Penicillium*, toutes choses égales d'ailleurs, a été plus long, ce qui présente certains avantages.

Tableau II.

Poids secs et rendements p. 100 obtenus à différents stades de végétation du Penicillium.

MILIEUX DE CULTURE.	SÉRIE.	AU DÉBUT DE LA SPORULATION.				EN PLEINE SPORULATION.				AU MOMENT DE LA DISPARITION DE L'ACIDE.				APRÈS LA SPORULATION.			
		Durée (jours).	Poids d'acide utilisé. (gr.)	Poids sec. (gr.)	Rendement.	Durée (jours).	Poids d'acide utilisé. (gr.)	Poids sec (gr.)	Rendement.	Durée (jours).	Poids d'acide utilisé. (gr.)	Poids sec. (gr.)	Rendement.	Durée (jours).	Poids d'acide utilisé. (gr.)	Poids sec. (gr.)	Rendement.
Acide malique	1	12	2,59	**0,509**	**19,7**	24	2,68	0,278	10,4	19	**2,68**	0,422	15,7	31	2,68	0,244	9
	2	12	3,48	0,793	**22.8**	20	5,30	**0.822**	15,5	23	**5,36**	0,719	13,4	37	5,36	0,512	9,6
Acide tartrique	1	10	2,23	**0,300**	**13.2**	20	3	0,263	8,8	19	**3**	0,295	10	41	3	0,177	5,9
	2	10	2,92	0,405	**13,9**	32	6	0,434	7 2	23	**6**	**0,582**	9,7	41	6	0,429	7,2
Acide succinique.....	1	9	2,24	**0,634**	**28,3**	20	2,36	0,389	16,5	16	**2,36**	0,497	21	41	2,36	0,294	12,5
	2	11	2,77	0,778	**28.1**	20	4,60	**0.854**	18,6	26	**4,72**	0,724	15,3	37	4,72	0,602	12,8
Acide citrique.........	1	10	2,65	**0,514**	**19,4**	37	2,80	0,239	8,9	16	**2.80**	0,379	13,5	41	2,80	0,218	7,8
	2	12	3,80	0,748	**19.7**	24	5,55	**0.761**	13,6	28	**5.60**	0,721	12,9	41	5,60	0,683	12,2
Glucose..............	1	11	2,63	**0,799**	**30.4**	20	2,64	0,454	17,2	13	**2.64**	0,760	28,1	37	2,64	0,255	9,7
	2	11	4,83	**1,37**	**28,4**	21	5,28	1,003	19	16	**5,28**	1,187	22,5	28	5,28	0,714	13,5

Les concentrations de ces composés ternaires sont celles indiquées dans la colonne « Poids d'acide utilisé » pour le stade où tout l'acide est brûlé.

L'inspection de ce tableau montre nettement qu'une fois seulement le poids sec a été maximum au moment de la disparition de l'acide qui est l'acide tartrique, médiocre aliment et trois fois seulement en pleine sporulation.

Partout ailleurs, ce maximum a été atteint au début de la sporulation ainsi que pour tous les rendements. Le développement s'est effectué lentement, ce qui a entraîné de longs espaces de temps entre les stades fixés pour les prélèvements mycéliens. Aussi ai-je pensé qu'il était utile d'étudier de plus près les progrès de cette végétation, afin de voir, surtout, ce qu'il se passe pendant les périodes des neuf ou douze jours nécessaires pour aboutir à la sporulation.

Néanmoins, on peut conclure de ces résultats que les poids secs et les rendements maxima, dans ces conditions expérimentales, se produisent, en général, au début de la sporulation et ne coïncident pas avec le moment où la quantité d'acide organique consommé est elle-même maxima.

2° *A des intervalles de temps courts et de plus en plus éloignés de l'ensemencement.* — Les expériences qui font l'objet du tableau III ont été conduites dans des matras et à la température de 26°.

L'ancienneté des cultures prélevées pour déterminer la quantité d'acide organique utilisé, le rendement p. 100 et le poids sec mycélien, est indiquée en tête de chaque colonne du tableau qui suit.

Comme les cultures en milieu glucosé se développaient beaucoup plus vite que celles des milieux acides, j'ai dû faire une récolte mycélienne au bout de neuf jours, époque à laquelle la sporulation commençait à se produire. J'ai ainsi obtenu un poids sec qui constitue le maximum de tous ceux relatifs à ce milieu.

J'ai omis d'expliquer que les chiffres imprimés en caractères gras dans le tableau précédent comme dans tous ceux qui suivent, fixent la valeur maxima trouvée pour chaque phénomène considéré et qui est la plus intéressante.

Tableau III.

Poids secs et Rendements p. 100 des cultures de Penicillium *à divers moments du développement.*

(L'acide utilisé et les poids secs sont exprimés en grammes.)

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION p. 100. (grammes.)	DURÉE DES CULTURES.																				
		4 JOURS.			7 JOURS.			11 JOURS.			14 JOURS.			16 JOURS.			20 JOURS.			25 JOURS.		
		Acide utilisé.	Poids sec.	Rendement.	Acide utilisé.	Poids sec.	Rendement.	Acide utilisé.	Poids sec.	Rendement.	Acide utilisé.	Poids sec.	Rendement.	Acide utilisé.	Poids sec.	Rendement.	Acide utilisé.	Poids sec.	Rendement.	Acide utilisé.	Poids sec.	Rendement.
Ac. malique…	2,68	0,838	0,182	**21,7**	1,68	0,332	19,8	2,58	**0,455**	17,7	2,61	0,379	14,5	**2.68**	0.372	13,9	2,68	0,363	13,6	2,68	0,358	13,3
Ac. tartrique..	3	0,638	0,076	11,9	1,43	0,187	**13,1**	2,55	**0,281**	11	2,78	0,275	9,9	2,87	0,266	9,3	**3**	0,230	7,7	3	0,200	6,7
Ac. succinique.	2,36	1,30	0,265	20	1,70	0,407	23,9	2,22	**0,597**	**27,1**	2,30	0,467	20,3	**2,36**	0,463	17,1	2,36	0,300	12,7	2,36	0,285	12,1
Ac. citrique…	2,80	1,05	0,232	**22,1**	2,09	0,409	19,5	2,70	**0,450**	16,6	2,73	0,357	13,1	**2,80**	0,34	12,1	2,80	0,254	9,1	2,80	0,240	8,6
Glucose (1)….	2,64	2,02	0,719	**35,6**	2,36	**0,820**	34,8	**2,64**	0,720	27,3	2,64	0,613	23,2	»	»	»	2,64	0,524	20	2,64	0,430	16,3

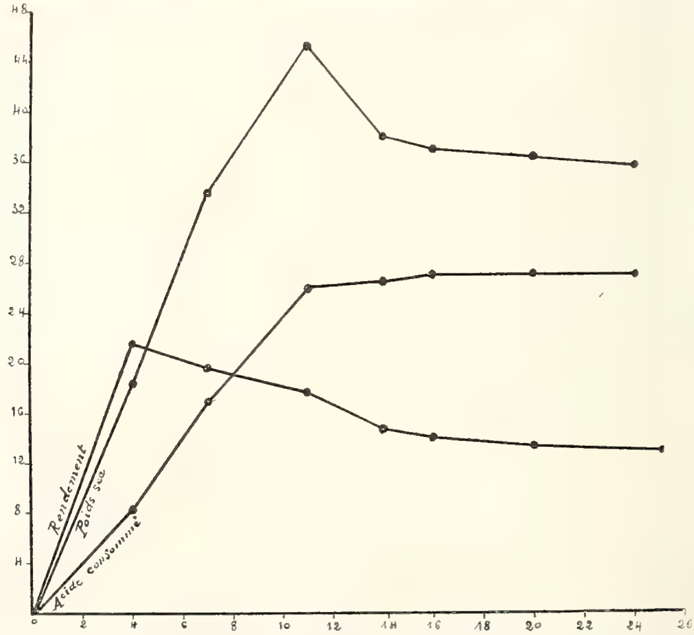
(1) Le milieu glucosé a fourni le maximum de poids secs au neuvième jour, 0gr,873 avec un rendement égal à 34,1 et la quantité de glucose consommé était de 2gr,56 la sporulation commençait à se produire.

Vers le onzième jour, les mycéliums des milieux acides étaient légèrement verts et celui du milieu glucosé, au neuvième.

Les poids secs maxima coïncident, ici encore, avec le début de la sporulation qui, elle-même, précède un peu l'assimilation totale des composés carbonés. Cette dernière particularité a été signalée pour l'*Aspergillus niger*, en présence du glucose, par Fernbach. Quant au rendement le plus élevé d'une culture, sauf pour l'acide succinique, il a lieu dans les premiers jours du développement du Champignon : du quatrième au septième jour.

Le classement des acides organiques d'après leur action favorable décroissante, en se basant sur les poids secs, qu'il se fasse au moment où ces poids sont maxima ou bien à l'époque où tous les aliments sont complètement utilisés, est absolument le même et semblable à celui déjà donné. Par conséquent, si les valeurs absolues des poids secs obtenus avec un acide, et à ces deux stades, sont très différents, ainsi d'ailleurs que le rendement, ces valeurs, dis-je, gardent toujours, vis-à-vis de celles des cultures avec les autres acides, les mêmes rapports.

Voici pour l'un d'eux, l'acide malique, des courbes qui ren-



Courbes 1. — Variations du poids sec mycélien, du rendement et de la consommation de l'*acide malique*. (Le développement du *Penicillium* s'est effectué lentement.)

dent bien compte de la dissociation, dans le temps, des maxima des phénomènes dont il est question (rendement, poids sec et acide consommé), qui s'effectue dans le cours d'un développement mycélien moyennement lent.

La durée de chaque culture, exprimée en jours, est portée en abscisses. En ordonnées sont représentés les poids d'acide utilisé, en décigrammes ; les poids secs, en centigrammes et les rendements p. 100, en unités.

Je vais encore exposer les résultats trouvés avec des cultures faites dans des boîtes de Roux, à la température de 20-22°. Ces cultures m'ont servi à doser également, à chaque prélèvement de mycélium, l'ammoniaque restant et les acidités fixe et volatile dont je parlerai dans les autres paragraphes.

Les cultures en milieux acides ont sporulé le septième jour et en milieu glucosé, vers le cinquième. Le développement s'est effectué beaucoup plus rapidement que dans les matras, en raison de la plus grande surface des liquides de culture et de la température optima. Aussi, pour la plupart des acides, le maximum du poids sec mycélien correspond-il avec leur complète utilisation et le début de la sporulation. Mais le rendement maximum reste toujours indépendant et précède les deux phénomènes précédents de quelques jours. Pour obtenir leur séparation qui, de toute façon, ne pourrait être aussi marquée que dans les expériences avec matras, il serait indispensable de récolter les myméliums toutes les douze heures, entre le cinquième et septième jour.

On constate également que les rendements et les poids secs, partant d'une valeur quelconque, passent par un maximum vers le cinquième jour et diminuent ensuite pour arriver, au trentième jour, à des valeurs assez basses.

Les cultures, dont la durée était de deux jours, commençaient seulement à se développer dans les milieux renfermant les acides malique, tartrique, citrique, tandis que, dans les milieux constitués avec l'acide succinique et le glucose, elles étaient déjà appréciables. C'est pourquoi j'ai pu, pour ces dernières cultures, procéder à la détermination de leurs poids secs ainsi que de l'acide utilisé et du rendement p. 100 d'aliment consommé.

Tableau IV.

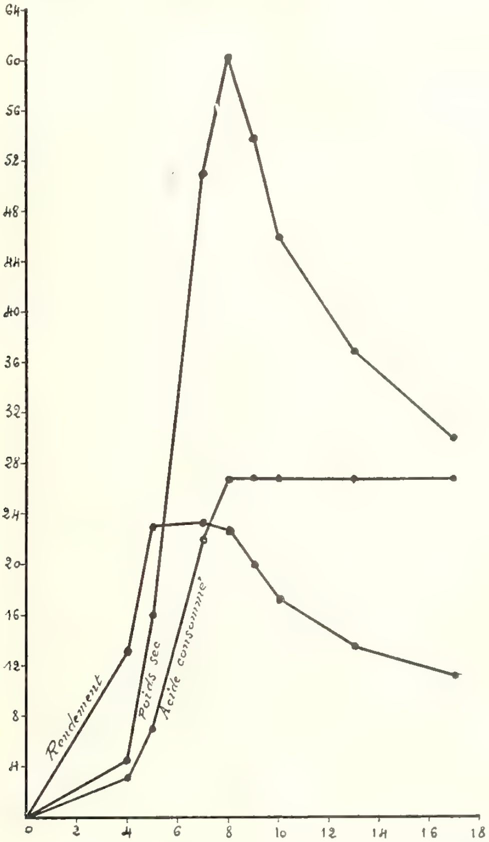
Poids secs et Rendements p. 100 des cultures de Penicillium *à divers moments du développement.*

(L'acide utilisé et les poids secs sont exprimés en grammes.)

MILIEUX DE CULTURE.	Concentration p. 100. (grammes.)	DURÉE DES CULTURES.														
		2 JOURS.			4 JOURS.			5 JOURS.			7 JOURS.			8 JOURS.		
		Acide utilisé.	Poids sec.	Rendement.	Acide utilisé.	Poids sec.	Rendement.	Acide utilisé.	Poids sec.	Rendement.	Acide utilisé.	Poids sec.	Rendement.	Acide utilisé.	Poids sec.	Rendement.
Ac. malique...	2,68	»	»	»	0,35	0,046	13,1	0,69	0,159	23	2,20	0,510	**23,2**	**2,68**	**0,604**	22,5
Ac. tartrique..	3	»	»	»	0,30	0,021	7	0,41	0,077	**18,8**	1,23	0,217	17,6	1,44	0,240	16,6
Ac. succinique.	2,36	0,15	0,017	11,4	0,69	0,248	**36**	1,09	0,380	34,8	**2,36**	**0,630**	26,9	2,36	0,620	26,7
Ac. citrique...	2,80	»	»	»	0,52	0,10	19,2	1,29	0,343	**26,6**	**2,80**	**0,575**	20,6	2,80	0,530	18,9
Glucose.......	2,64	0,24	0,03	12,6	2,25	0,729	32,4	**2,64**	**0,995**	**37,7**	2,64	0,760	28,8	2,64	0,716	27,1

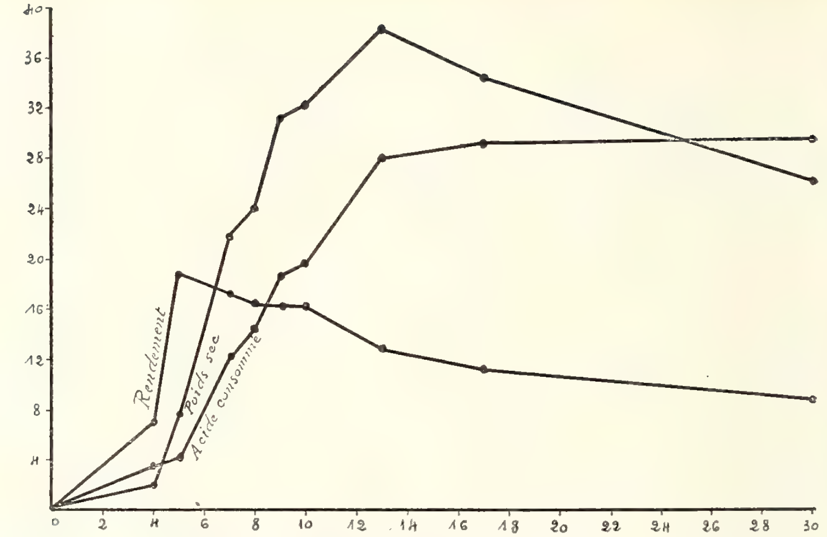
MILIEUX DE CULTURE.	Concentration p. 100. (grammes)	DURÉE DES CULTURES.														
		9 JOURS.			10 JOURS.			13 JOURS.			17 JOURS.			30 JOURS.		
		Acide utilisé.	Poids sec.	Rendement.	Acide utilisé.	Poids sec.	Rendement.	Acide utilisé.	Poids sec.	Rendement.	Acide utilisé.	Poids sec.	Rendement.	Acide utilisé.	Poids sec.	Rendement.
Ac. malique...	2,68	2,68	0,538	20,1	2,68	0,464	17,3	2,68	0,370	13,7	2,68	0,304	11,3	2,68	0,248	9,2
Ac. tartrique..	3	1,87	0,310	16,5	1,94	0,322	16,5	2,81	**0,385**	13,7	2,91	0,336	11,5	**3**	0,263	8,8
Ac. succinique.	2,36	2,36	0,585	24,8	2,36	0,485	20,6	2,36	0,380	16,1	2,36	0,326	13,8	2,36	0,294	12,4
Ac. citrique...	2,80	2,80	0,471	16,8	2,80	0,448	16	2,80	0,329	11,4	2,80	0,270	9,6	2,80	0,220	7,8
Glucose.......	2,64	2,64	0,648	24,5	2,64	0,604	22,9	2,64	0,485	18,4	2,64	0,440	16,7	2,64	»	»

Voici d'ailleurs, pour chaque composé ternaire, les diverses courbes que les résultats du tableau IV permettent de construire et dont l'allure générale intéressante est bien semblable.

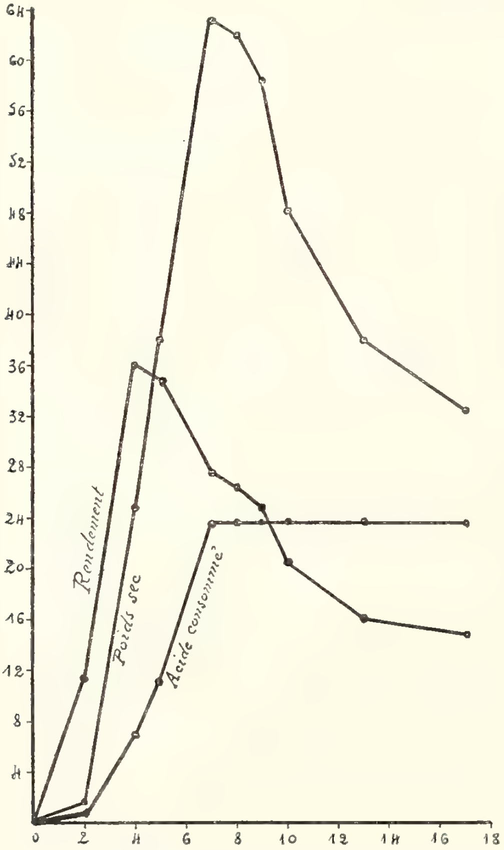


Courbes 2. — Variations du poids sec mycélien, du rendement et de la consommation de l'*acide malique*.

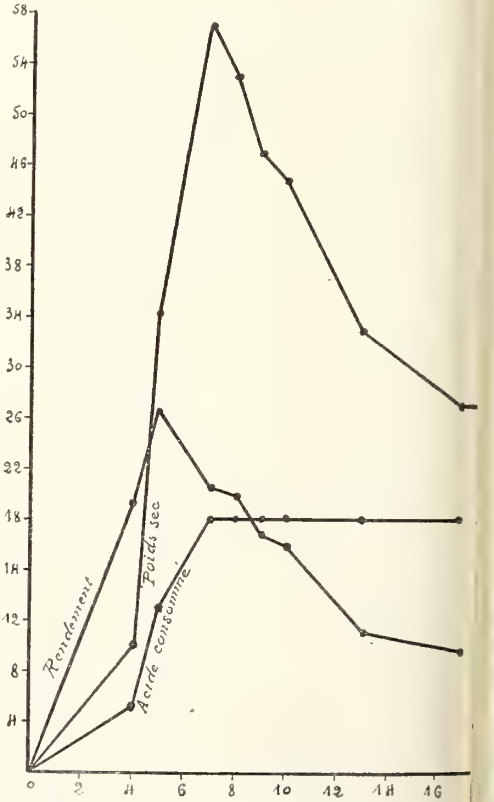
Les courbes 2 et 1 concernent les cultures produites par des milieux préparés avec la même dose d'acide malique, mais dont les vitesses de développement sont différentes. Aussi, leur comparaison montre-t-elle que dans le cas où le développement est assez lent (courbes 1), les points fixant les maxima du rendement, du poids sec et de l'acide utilisé sont, sur la ligne des abscisses, beaucoup plus espacés les uns des autres que dans le cas (courbes 2) où la végétation est plus accélérée.



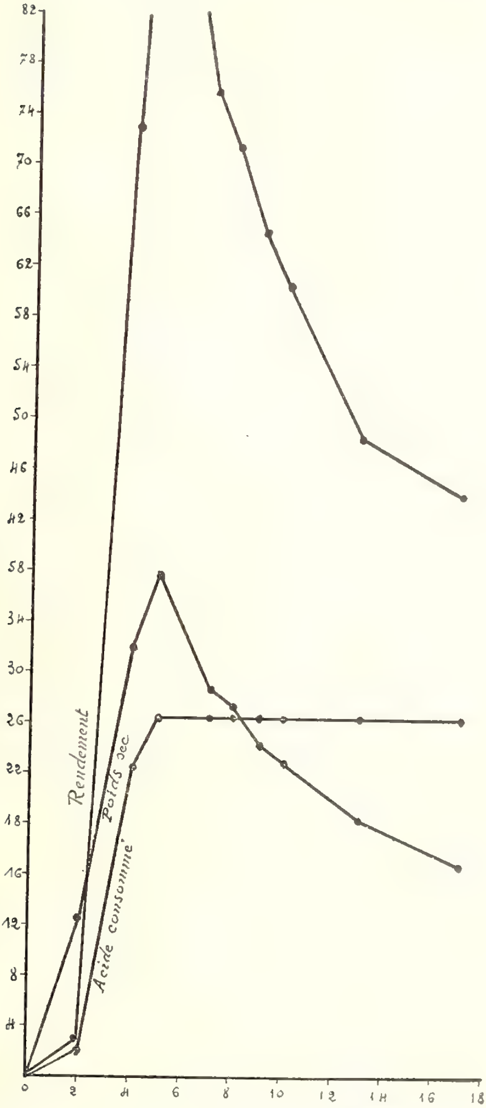
Courbes 3. — Variations du poids sec mycélien, du rendement et de la consommation de l'*acide tartrique.*



Courbes 4. — Variations du poids sec mycélien, du rendement et de la consommation de l'*acide succinique.*



Courbes 5. — Variations du poids sec mycélien, du rendement et de la consommation de l'*acide citrique.*



Courbes 6. — Variations du poids sec mycélien, du rendement et de la consommation du *glucose*.

Conclusions du premier paragraphe. — Des recherches précédentes je puis conclure que :

1° Les doses croissantes d'acides organiques, fixées par les 1/100^{e}, 1/50^{e}, 1/25^{e} de leurs poids moléculaires p. 100, diminuent de plus en plus le rendement p. 100 du *Penicillium glaucum*, contrairement au glucose.

2° Ces acides peuvent se classer ainsi, d'après leur action nutritive décroissante : acides succinique, malique, citrique, tartrique et bien loin derrière, puisqu'il est mortel pour le Champignon, l'acide oxalique. C'est-à-dire que, comme cela se passe chez les Phanérogames, aux doses ainsi employées renfermant la même quantité de carbone et la même acidité, moins ces composés sont oxygénés plus ils sont alibiles. Autrement dit, ces corps ternaires, dans ces conditions, sont d'autant plus favorables à la nutrition du *Penicillium*, qu'ils contiennent moins de radicaux alcooliques et plus de radicaux carbures.

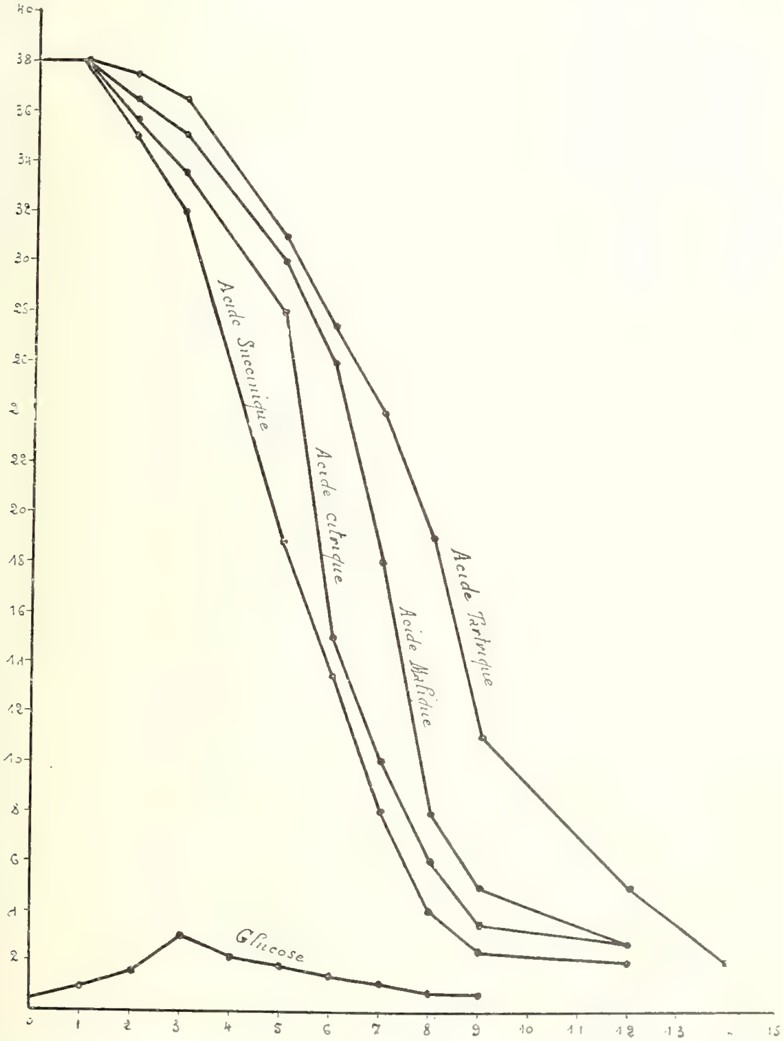
3° Les maxima du rendement et du poids sec ne coïncident pas avec la consommation totale de l'acide, comme on pourrait le croire *a priori* : le premier se produit quelques jours après l'ensemencement des milieux ; le second a lieu un peu avant cette utilisation complète, comme, en général, la sporulation du *Penicillium*. Et ceci est surtout nettement accentué avec les cultures dont le développement est assez lent.

4° Les rendements fournis par les divers acides organiques, qu'ils soient déterminés aussitôt après la disparition de ces aliments dans les milieux de culture ou bien au moment où les poids secs sont maxima, gardent entre eux les mêmes rapports, bien que leurs valeurs absolues, pour le même acide, soient très différentes.

§ II. — VARIATIONS DES ACIDITÉS TOTALE, FIXE ET VOLATILE DES MILIEUX DE CULTURE PENDANT LE DÉVELOPPEMENT DU *PENICILLIUM*.

1° *Variations des acidités totales.* — J'ai d'abord déterminé les variations de l'acidité totale du milieu d'une même culture, et pour tous les acides, pendant le développement du Champignon que j'ai suivi jusqu'à complète assimilation de l'aliment carboné. A cet effet, j'ai prélevé quotidiennement et aseptiquement un centimètre cube de chaque liquide dans lequel l'acidité totale a été dosée, après avoir, au préalable, chassé l'acide carbonique. Et, avec les chiffres ainsi obtenus pour chaque milieu de culture, j'ai construit les courbes suivantes qui permettent aisément de suivre l'utilisation des acides en rapport avec le temps et d'en comparer la vitesse.

En abscisses, sont portés les jours et, en ordonnées, l'acidité exprimée en 1/10e de centimètre cube de solution décinormale de soude, pour un centimètre cube de liquide prélevé.



Courbes 7. — Variations de l'acidité totale des milieux de culture renfermant les *acides organiques* et le *glucose.*

L'examen de ces courbes démontre que l'acide succinique est le plus vite assimilé et l'acide tartrique le moins. Or, le premier est le meilleur aliment carboné parmi les acides étudiés et le dernier, le moins favorable : il y a donc bien un rapport direct entre la vitesse d'utilisation d'un aliment et sa valeur nutritive.

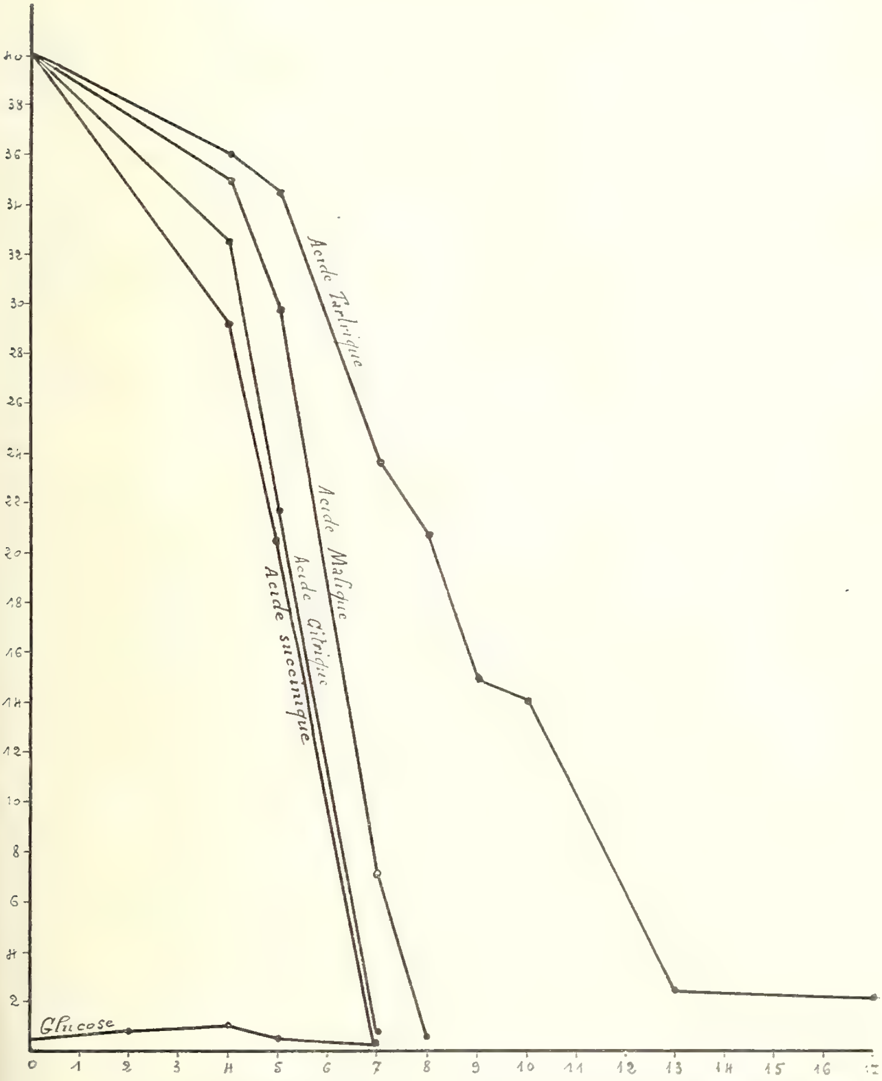
On peut encore remarquer que le milieu glucosé, comme cela a déjà été signalé par divers auteurs, présente un maximum d'acidité qui se produit tout au début de la culture.

Au contraire, dans les milieux acides, l'acidité totale baisse continuellement jusqu'à épuisement complet de ces corps. Ce fait tient simplement à ce que ces acides, très assimilables et offerts comme seul aliment carboné au *Penicillium*, sont brûlés dans de telles proportions que l'augmentation de l'acidité minérale, relativement infime, passe inaperçue; les courbes 9 et suivantes sont très démonstratives à cet égard.

2° *Variations des acidités fixe et volatile.* — On peut se demander si, en procédant comme je viens de le faire, l'utilisation des acides est bien rendue avec une exactitude suffisante. Pour vérifier ce point douteux, j'ai tracé de nouvelles courbes mais à l'aide des acidités fixes des milieux de culture, c'est-à-dire des acidités presque uniquement dues aux acides organiques et indiquées dans le tableau V.

En abscisses, sont toujours portés les jours et, en ordonnées, les acidités fixes exprimées en centimètres cubes de solution normale alcaline pour le milieu total (100 centimètres cubes).

La lecture de ces courbes permet de se rendre compte facilement de l'utilisation comparée des acides organiques par le Champignon. C'est ainsi que durant les quatre premiers jours du développement du mycélium, ces composés ne sont brûlés qu'en petites quantités. Du quatrième au cinquième jour, la teneur en acide tartrique des milieux continue à descendre lentement, mais celle des autres milieux, surtout citrique et succinique, diminue très rapidement. Du cinquième au septième, l'acide tartrique disparaît plus vite et les autres continuent a être aussi rapidement consommés : les acides succinique et citrique sont même complètement épuisés le septième jour. L'acide malique disparaît ensuite à son tour le huitième jour, et il ne reste plus que l'acide tartrique dont l'utilisation s'effectue de la même façon jusqu'au treizième jour. A partir de ce moment, les dernières traces sont brûlées en quatre jours.



Courbes 8. — Variations de l'acidité fixe des milieux de culture renfermant les *acide organiques* et le *glucose*.

Si l'on compare ces courbes avec les précédentes, on peut se rendre compte qu'elles sont, dans leur allure générale, absolument identiques.

Voici maintenant, condensées en un tableau, les acidités fixe et volatile des mêmes cultures pour lesquelles j'ai donné, dans le tableau IV, les poids secs et les rendements.

TABLEAU V.

Acidités fixe et volatile des milieux de culture du Penicillium *pendant son développement.*

(Ces acidités sont exprimées en centimètres cubes de solution décinormale alcaline.)

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION p. 100. (en grammes.)	DURÉE DES CULTURES.																			
		2 JOURS.		4 JOURS.		5 JOURS.		7 JOURS.		8 JOURS.		9 JOURS.		10 JOURS.		13 JOURS.		17 JOURS.		30 JOURS.	
		Acidités.		Acidités.		Acidités.		Acidités.		Acidités.		Acidités.		Acidités.		Acidités.		Acidités.		Acidités.	
		Fixe.	Volatile.	Fixe.	Volatile.	Fixe.	Volatile.	Fixe.	Volatile.	Fixe.	Volatile.	Fixe.	Volatile.	Fixe.	Volatile.	Fixe.	Volatile.	Fixe.	Volatile.	Fixe.	Volatile.
Ac. malique...	2,68	»	»	348	12	297	13	72	32	5,1	30,6	3,6	27	3,9	21,3	4,8	16,2	6	12,6	6,6	9
Ac. tartrique...	3	»	»	360	12	345	18	237	19	20,8	20	150	23	141	26	25,8	27,6	12	19,8	9,6	13,8
Ac. succinique.	2,36	»	»	291	12	215	19	0,4	31	3,9	29,7	4,2	27,2	4,5	23,7	4,8	15,9	6	13,8	6,6	10,2
Ac. citrique....	2,80	»	»	325	11	216	18	0,6	31,2	4,8	28,2	4,8	24	4,8	22,2	5,4	16,7	6	12	7,8	7,8
Glucose	2,64	7,5	2	10,8	20,4	3,6	16,8	2,4	7,8	2,4	6	3,6	4,8	3,6	0	3	0	2,2	0	»	»

Je n'interprète pas, pour l'instant, tous ces résultats un peu confus par leur nombre, d'autant plus que les courbes que je tracerai plus loin, avec leur aide, permettront de le faire d'une façon claire et précise.

§ III. — VARIATIONS DE L'AMMONIAQUE RESTANT DANS LES MILIEUX DE CULTURE PENDANT LE DÉVELOPPEMENT DU *PENICILLIUM*.

Toujours pour les mêmes cultures dont il est question dans les tableaux IV et V, j'ai dosé les quantités d'ammoniaque que renfermaient leurs milieux, lors des prélèvements mycéliens.

Tableau VI.

Variations de la teneur en ammoniaque des milieux de culture de Penicillium *pendant le cours de son développement.*

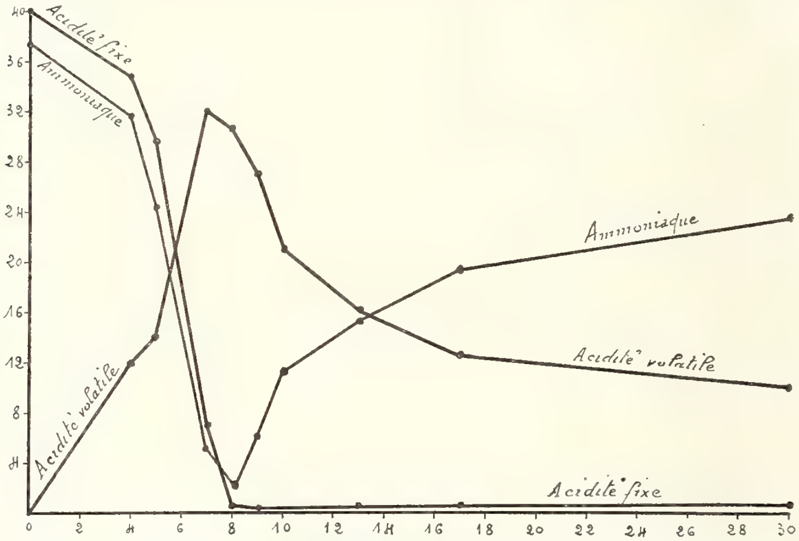
(Les quantités d'ammoniaque sont exprimées en centimètres cubes de solution décinormale.)

MILIEUX de culture.	Concentration p. 100 (en gr.)	DURÉE DES CULTURES. (En jours.)									
		2	4	5	7	8	9	10	13	17	30
Acide malique....	2,68	»	31,8	24,3	5,1	2,4	6,6	11,4	15,6	19,5	23,4
— tartrique ...	3	»	34,5	28,5	22,8	22,2	19,2	18	15,2	19,5	24
— succinique..	2,36	»	23,4	13,2	0,6	3	3,3	10,2	17,1	19,2	22,8
— citrique	2,80	»	28,2	7,8	2,4	6,6	9,6	12,6	18,6	21,6	24
Glucose..........	2,64	33	1,8	2,1	12,6	14,7	15,9	20,4	25,2	25,5	»

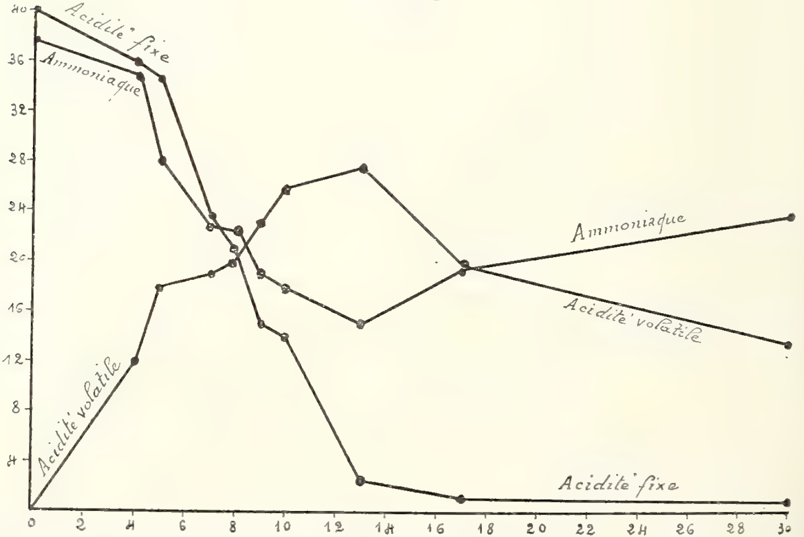
On voit nettement que, pour chaque aliment carboné, la teneur des liquides en ammoniaque, qui avant l'ensemencement correspondait à 37 centimètres cubes de solution décinormale acide ou alcaline, baisse rapidement avec le temps et arrive à un minimum. A ce moment (voir tableau IV), tout l'acide organique est consommé et le poids sec est à son maximum. Puis, cette teneur s'accroît lentement pour récupérer, en grande partie, ses pertes au bout de trente jours de culture et atteint, pour tous les acides, des valeurs égales, approximativement.

Avec les chiffres contenus dans les deux tableaux V et VI, j'ai construit, pour chaque composé carboné, les courbes suivantes, relatives aux variations des acidités fixe et volatile ainsi que de l'ammoniaque pendant le cours du développement du Champignon.

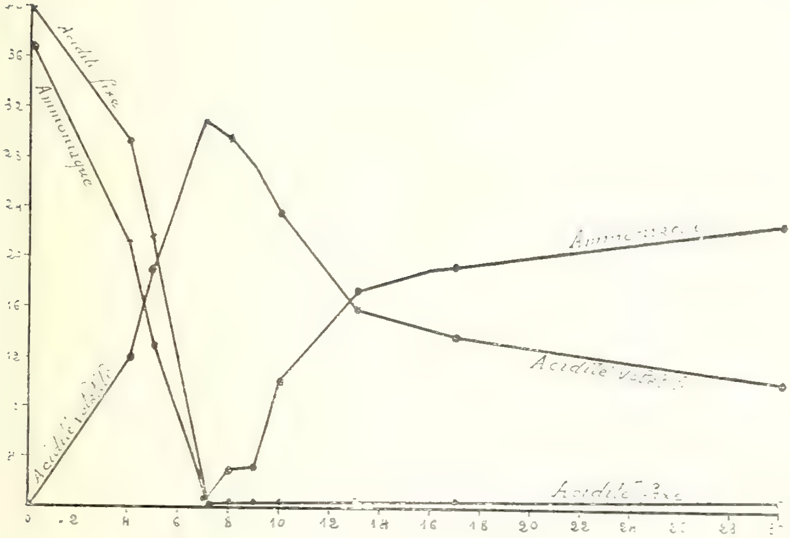
La durée des cultures, exprimée en jours, est porté en abscisses. En ordonnées, sont indiquées : 1° les acidités fixes, en centimètres cubes de solution normale alcaline ; 2° les acidités volatiles, et 3° les teneurs en ammoniaque, en centimètres cubes de solution décinormale.



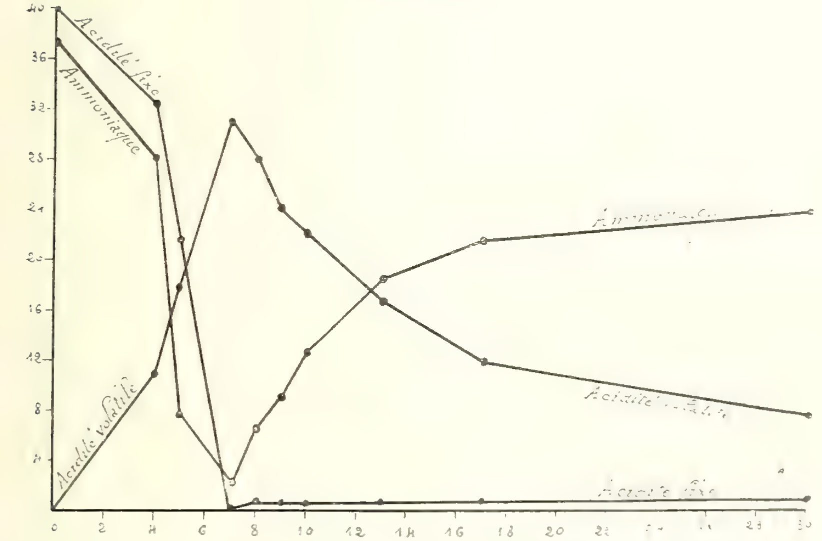
Courbes 9. — Variations de l'ammoniaque, des acidités fixe et volatile du milieu *acide malique.*



Courbes 10. — Variations de l'ammoniaque, des acidités fixe et volatile du milieu *acide tartrique.*



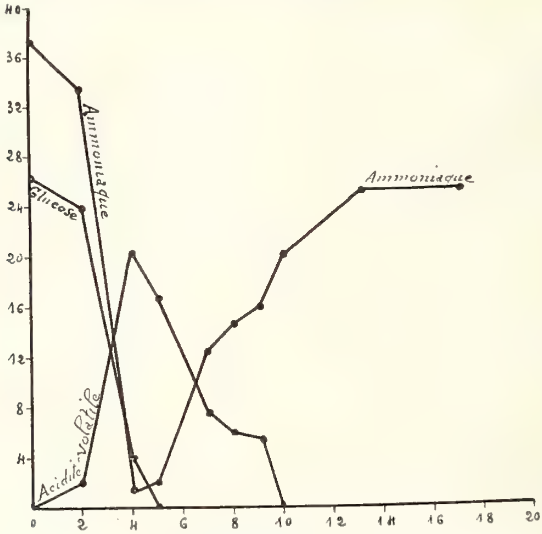
Courbes 11. — Variations de l'ammoniaque, des acidités fixe et volatile du milieu *acide succinique.*



Courbes 12. — Variations de l'ammoniaque, des acidités fixe et volatile du milieu *acide citrique.*

Ces courbes, d'une analogie frappante, montrent clairement que :

1° Les quantités d'ammoniaque et d'acide organique ou de glucose restant dans les milieux de culture diminuent toujours proportionnellement et atteignent leur minimum au



Courbes 13. — Variations de l'ammoniaque, de l'acidité volatile et du glucose du milieu *glucosé*.

même moment, pour ainsi dire, qui est ici celui où le poids sec est maximum.

2° Au fur et à mesure que la teneur en ammoniaque baisse, celle de l'acide nitrique (acidité volatile) augmente. Et dès que le premier arrive à son minimum, le second parvient à son maximum.

3° A partir de cet instant précis, la teneur en ammoniaque monte et celle de l'acide nitrique baisse, tout d'abord assez rapidement, puis plus lentement. Ces oscillations peuvent se traduire ainsi : le *Penicillium*, pour édifier sa masse protoplasmique jusqu'à son poids maximum, assimile la presque totalité de l'ammoniaque du nitrate ammoniacial (1) contenu normalement dans le liquide de Raulin, ce qui met en liberté une proportion équivalente, chimiquement, d'acide nitrique. Une partie de cet acide est même utilisée.

Maintenant, pour interpréter la seconde partie de ces courbes, deux hypothèses sont possibles : ou bien l'acide nitrique est ensuite, à son tour, assimilé, entraînant une diminution de l'acidité du milieu ; ou bien l'ammoniaque que le *Penicillium* fabrique et exosmose indiscutablement dans son liquide de culture sert à le neutraliser. Pour être exactement fixé sur ces deux points, il est de toute nécessité de procéder à des dosages, très délicats, d'acide nitrique, ce que je tenterai de faire ultérieurement. Néanmoins, d'après la régularité, mais en sens contraires, des tracés relatifs à ces deux corps minéraux, je croirais volontiers à la réalité de la seconde hypothèse. Et d'autant plus que le Champignon, qui a sporulé et qui diminue de poids sec, n'a plus besoin d'azote : au contraire même, vivant par autophagie, il en désassimile à l'état d'ammoniaque.

---

(1) Et certainement aussi une partie de celui des autres sels ammoniacaux qui se trouvent dans le Raulin à de si petites doses.

Quoi qu'il en soit, ces résultats prouvent bien que dans toute culture de *Penicillium* une certaine quantité d'acide nitrique, qui peut atteindre le poids de 0gr,20 dans mes essais, est mise en liberté et provoque, en presque totalité, l'augmentation de l'acidité totale constatée, et constatable seulement ici, dans le milieu glucosé. Ce fait est bien général, car il est intimement lié à la nécessité absolue d'azote, ammoniacal de préférence, du Végétal, pour sa nutrition. Il constitue, en quelque sorte, une preuve biologique de l'existence et du rôle de cet acide minéral, dont j'avais déjà décelé la présence par ses propriétés chimiques.

Il est bien certain, en raison de son origine d'ordre physiologique, que l'on pourrait caractériser cet acide nitrique libre dans les milieux de culture de bien d'autres Champignons, à la condition qu'ils puisent de préférence leur azote à l'ammoniaque; mais il serait peut-être utile de simplifier la composition de ces milieux.

CHAPITRE III

NUTRITION CARBONÉE A L'AIDE DES SELS ACIDES ORGANIQUES

Renseigné maintenant sur l'action nutritive des acides organiques libres, selon le plan général adopté, je vais passer en revue celle de ses sels acides de sodium. Ceux-ci ont été préparés, je le répète, par neutralisation convenable des mêmes quantités d'acides expérimentés dans le chapitre précédent. Le sodium a été choisi, de préférence aux autres métaux alcalins, parce qu'il ne joue, vis-à-vis du Végétal, aucun rôle alibile ni toxique à de semblables doses et que, surtout aussi, ses combinaisons organiques sont toutes très solubles.

Les concentrations de ces sels seront exprimées en poids d'acide qu'ils renferment, et, j'indiquerai de plus, pour chacun d'eux, la quantité d'acide qui s'y trouve à l'état libre.

§. I. — POIDS SECS ET RENDEMENTS p. 100 D'ALIMENT CONSOMMÉ, DES CULTURES DE *PENICILLIUM* PENDANT LE COURS DE SON DÉVELOPPEMENT.

Ces déterminations ont été faites au moyen de cultures développées dans des boîtes de Roux, à la température de 20-22°.

La mise en pages des lignes précédentes a entraîné un espace vide d'impression que je suis heureux d'utiliser pour réparer, dans la mesure du possible, un oubli. J'ai, en effet, omis de faire connaître les poids secs maxima et rendements obtenus avec des cultures effectuées en même temps que celles dont il est question dans le tableau VII, mais en présence de doses d'acides organiques égales à celles que renferment les sels acides à l'état *libre*, la seule partie nutritive pour le *Penicillium*. Ces poids secs et rendements sont *très inférieurs* à ceux fournis par les milieux « sels acides » correspondants. Mais, comme l'acide nitrique, mis en liberté, déplace une quantité d'acide du sel organique s'élevant à 0gr,25 environ, on peut m'objecter que les résultats favorables ainsi obtenus avec les milieux « sels acides » sont uniquement dus à l'assimilation, par le Champignon, de cet excédent d'aliment.

Pour répondre à cette objection, j'ai fait, concurremment avec celles du tableau VII, des cultures dans des milieux « acides » contenant 0gr,30, environ, d'acide de plus que les milieux précédents. Dans ces conditions, voici les chiffres trouvés :

MILIEUX	DOSES P. 100	POIDS SECS MAXIMA	RENDEMENT P. 100
Acide malique..........	1 gr. 60	0 gr. 370	23,1
— tartrique.........	1 gr. 80	0 gr. 238	13,3
— succinique.......	1 gr. 50	0 gr. 454	30,3
— citrique..........	1 gr. 80	0 gr. 360	20

TABLEAU VII.

*Poids secs et rendements p. 100 des cultures de **Penicillium** pendant le cours de son développement.*

(Les poids d'acide utilisé et les poids secs sont exprimés en grammes.)

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide, p. 100 (en grammes).	TENEUR en acide libre des sels organiques (en grammes).	DURÉE DES CULTURES.																	
			3 JOURS.			6 JOURS.			7 JOURS.			11 JOURS.			20 JOURS.			30 JOURS.		
			POIDS		RENDEMENT.	POIDS		RENDEMENT.	POIDS		RENDEMENT.	POIDS		RENDEMENT.	POIDS		RENDEMENT.	POIDS		RENDEMENT.
			De l'acide utilisé.	Sec.		De l'acide utilisé.	Sec.		De l'acide utilisé.	Sec.		De l'acide utilisé.	Sec.		De l'acide utilisé.	Sec.		De l'acide utilisé.	Sec.	
Malate monosodique.........	2,68	1,34	0,23	0,042	18.3	1,42	0,397	**27.9**	1,60	**0.443**	27,7	**1,64**	0,323	19,6	1,64	0,240	14,6	1,64	0,214	13
Tartrate — .	3	1,50	0,24	0,040	16,6	1,79	**0,385**	**21,5**	**1.86**	0,380	20,5	1,86	0,233	12,5	1,86	0,161	8,6	1,86	0,150	8,1
Succinate — .	2,36	1,18	0,15	0,028	18,7	1,43	**0.533**	**37.3**	1,46	0,497	34	**1,48**	0,360	24,2	1,48	0,264	17,8	1,48	0,244	16,5
Citrate — .	2,80	1,87	0,26	0,053	20,4	1,88	0.523	**27,8**	2.43	**0.590**	24,3	**2,45**	0,476	19,4	2,45	0.318	12,9	2,45	0,315	12,8
Citrate bisod.....	2.80	0,93	0.20	0,066	**33**	0,80	0,158	19,8	0,87	**0.162**	18,6	**0,97**	0,135	**14**	0,97	0,100	10,3	0,97	0,080	8.3
Glucose.........	2,64	»	1,39	0,530	**38,1**	**2,64**	**0,901**	34,1	2,64	0,88	33,3	2,64	0,698	26,4	2,64	0,502	19	2,64	0,402	15,2

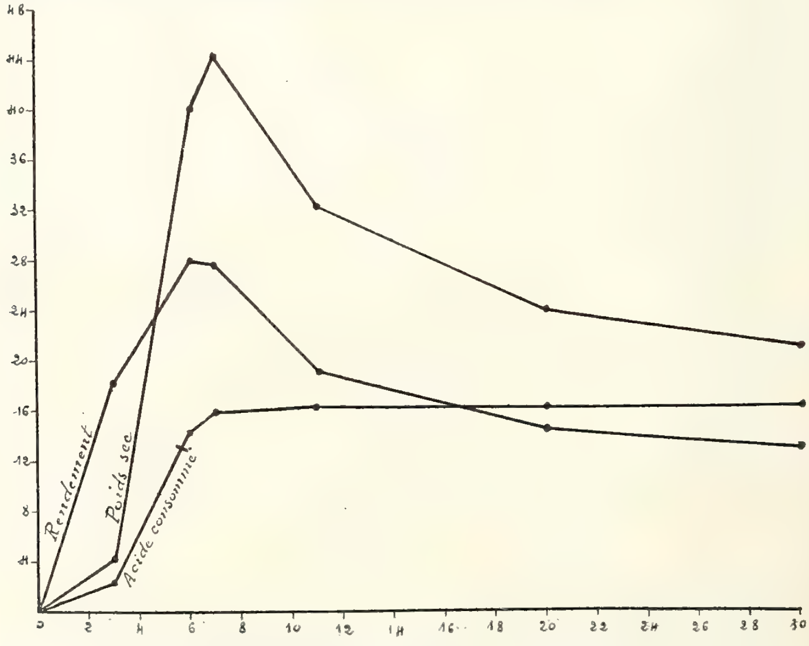
Les milieux de culture renfermant le tartrate et les citrates de sodium n'ont pas sporulé. Et, dans ces derniers, les seuls d'ailleurs, j'ai décelé la présence d'acide oxalique à partir du onzième jour, dans les proportions suivantes :

	11e jour.	20e jour.	30e jour.
	—	—	—
Citrate monosodique....	Traces.	37 millig. 8	44 millig. 1
Citrate bisodique.......	Traces.	30 millig. 2	38 millig. 7

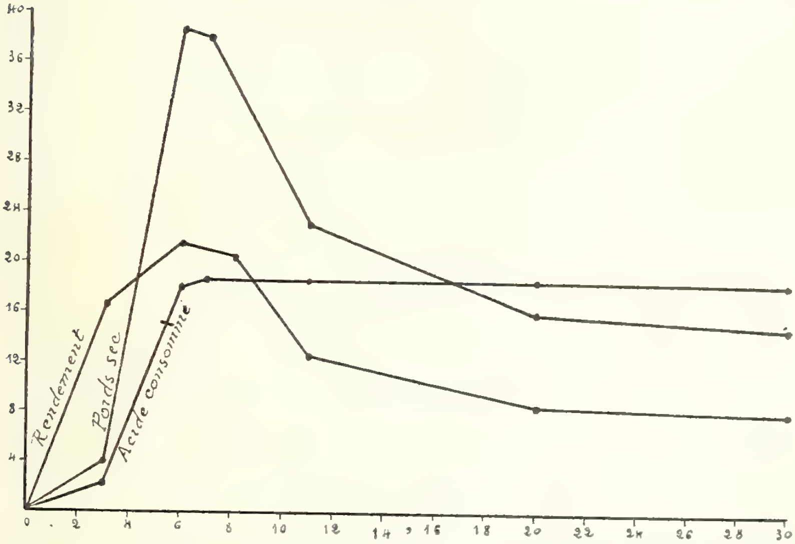
dont le but est, vraisemblablement, de neutraliser le mieux possible l'alcalinité du milieu. Dans les autres liquides, et toujours pour la même raison, il s'est formé des carbonates. Pourquoi cette différence dans les moyens employés par le *Penicillium* pour se défendre contre l'alcalinité de son milieu ? Il serait intéressant d'en rechercher la cause.

Le mycélium développé en présence des malate et succinate, ainsi que du glucose, a sporulé vers le sixième ou septième jour.

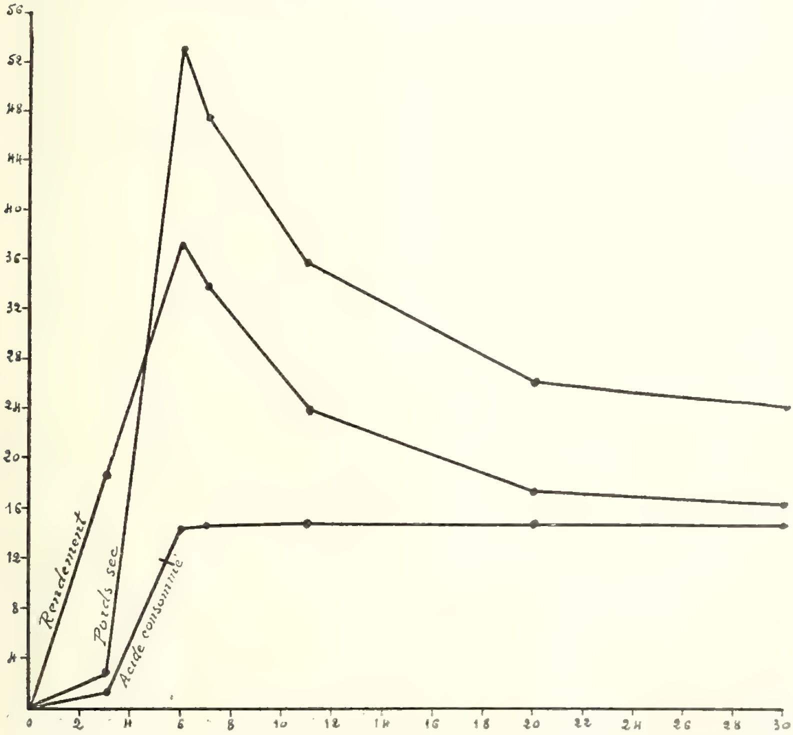
Si, avec les données du tableau précédent concernant le poids sec, le rendement et la quantité totale d'acide consommé, je construis, pour chaque acide, la courbe de leurs variations dans le temps, j'obtiendrai les tracés qui suivent :



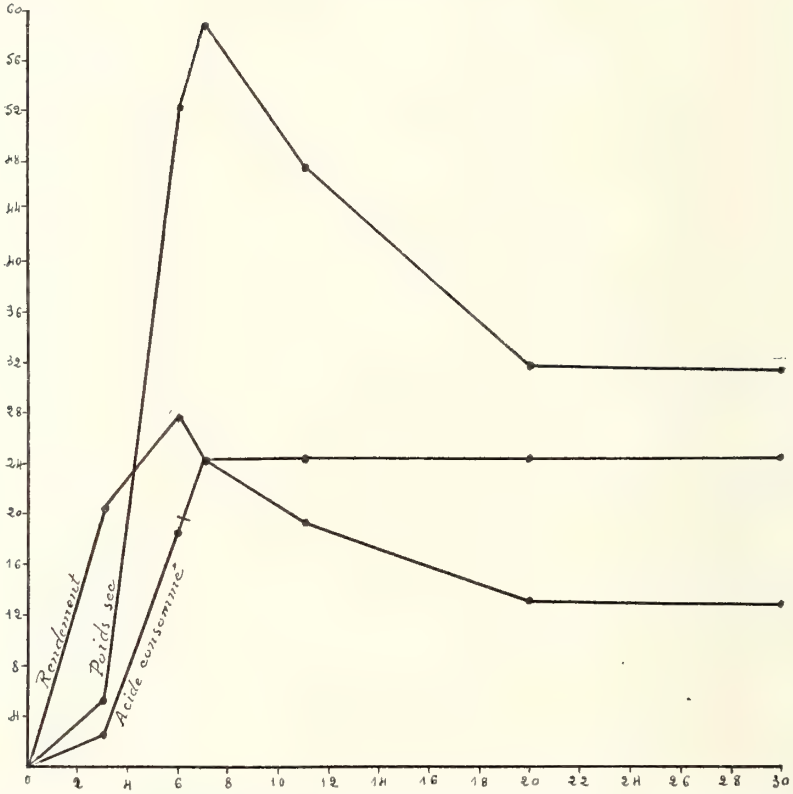
Courbes 14. — Variations du poids sec mycélien, du rendement et de la consommation de l'acide en milieu *malate monosodique.*



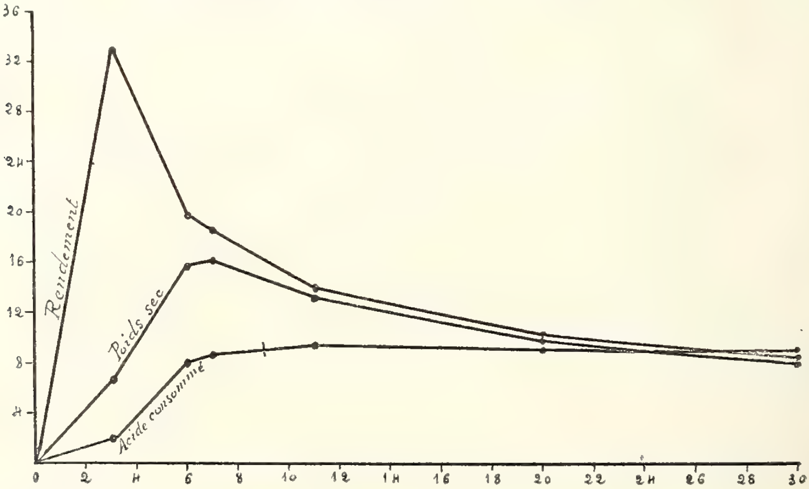
Courbes 15. — Variations du poids sec mycélien, du rendement et de la consommation de l'acide en milieu *tartrate monosodique.*



Courbes 16. — Variations du poids sec mycélien, du rendement et de la consommation de l'acide en milieu *succinate monosodique.*



Courbes 17. — Variations du poids sec mycélien, du rendement et de la consommation de l'acide en milieu *citrate monosodique.*



Courbes 18. — Variations du poids sec mycélien, du rendement et de la consommation de l'acide en milieu *citrate bisodique.*

On remarque que ces courbes, pour chacun des sels acides, sont pour ainsi dire identiques et permettent de tirer les conclusions suivantes :

1° Le rendement et le poids sec prennent leur maximum un peu avant celui de la quantité d'acide consommé.

2° Les courbes les plus intéressantes sont certainement celles relatives à la consommation des acides et que j'ai barrées à l'endroit où elles atteignent le poids d'acide libre que renferment les sels ou les milieux de culture. Le onzième jour, en effet, elles parviennent à leur hauteur maxima et ensuite, elles gardent toutes une horizontalité parfaite : le Champignon n'utilise donc plus d'acide. Ce point correspond à peu près avec la teneur en acide libre des liquides de culture, et, si on tient compte de la quantité d'acide organique que met en liberté l'acide nitrique produit, on peut affirmer que la portion libre de l'acide organique est seule assimilée. Le *Penicillium* ne peut donc tirer parti de l'acide combiné avec le sodium.

§ II. — VARIATION DE L'ACIDITÉ APPARENTE, DE LA TENEUR EN ACIDE ORGANIQUE ET EN AMMONIAQUE DES MILIEUX DE CULTURE PENDANT LE DÉVELOPPEMENT DU *PENICILLIUM*.

Je vais d'abord présenter, en un tableau, les résultats concernant les variations de l'acidité apparente et de la teneur en acide organique des cultures précédentes.

Tableau VIII.

Variations des acidités apparentes et des quantités totales d'acide organique existant dans les milieux de culture pendant le développement du Penicillium.

(L'acidité apparente et la teneur en acide sont exprimées en centim. cubes de solution décinormale de soude.)

MILIEUX de culture.	Concentration en acide p. 100 (en grammes).	DUREE DES CULTURES. 3 jours.		6 jours.		7 jours.		11 jours.		20 jours.		30 jours.	
		Acidité apparente.	Quantité d'acide.	Acidité apparente.	Quantité d'acide.	Acidité apparente.	Quantité d'acide.	Acidité apparente.	Quantité d'acide.	Acidité apparente.	Quantité d'acide.	Acidité apparente.	Quantité d'acide.
Malate monosodi..	2,68	186	381	22,2	189	0,7	162	0	156	0	156	0	156
Tartrate — .	3	180	369	1,8	162	0,7	153	0	152	0	152	0	152
Succinate — .	2,36	177	375	1,2	157	0	152	0	150	0	150	0	150
Citrate — .	2,80	237	375	34,8	132	0	54	0	50	0	50	0	50
Citrate bisodique ..	2,80	39	372	0	300	0	276	0	276	0	276	0	276

Vers le onzième jour, les acidités libres ou apparentes sont nulles ; bien mieux, les milieux sont nettement alcalins et les quantités d'acide organique combiné qu'ils renferment restent invariables.

Voici maintenant les chiffres trouvés pour l'ammoniaque restant dans les liquides de culture.

Tableau IX.

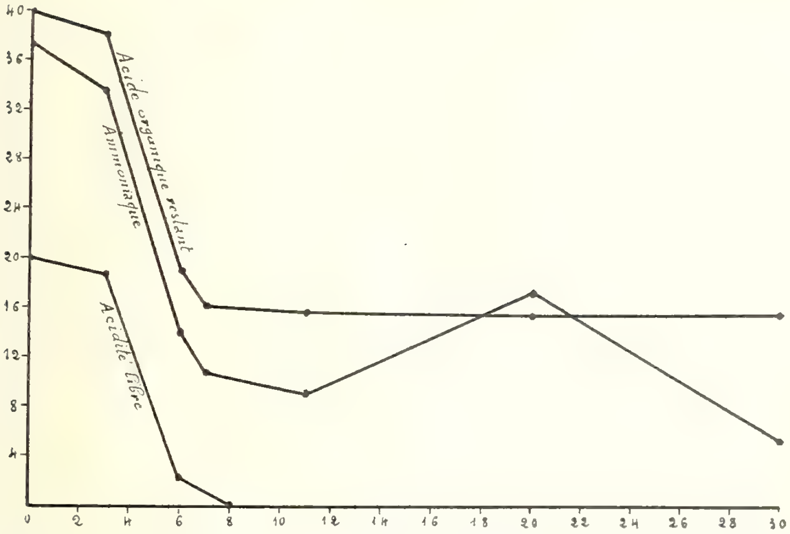
Variations de la teneur en ammoniaque des milieux de culture pendant le développement du Penicillium.

MILIEUX DE CULTURE.	CONCENTRATION en acide, p. 100 (en grammes).	AMMONIAQUE exprimé en cent. cubes de solution décinormale, existant dans les milieux dont les cultures ont une durée de :					
		3 jours.	6 jours.	7 jours.	11 jours.	20 jours	30 jours.
Malate monosodique...	2,68	33,6	13,8	10,8	9	17,4	5,4
Tartrate — ...	3	33,6	10,5	10,8	19,8	19,2	16,8
Succinate — ...	2,36	30,6	5,4	5,4	5,4	14,4	7,8
Citrate — ...	2,80	31,2	6	1,2	2,1	12	4,2
Citrate bisodique......	2,80	31,2	15,6	1,8	»	15,6	16,2

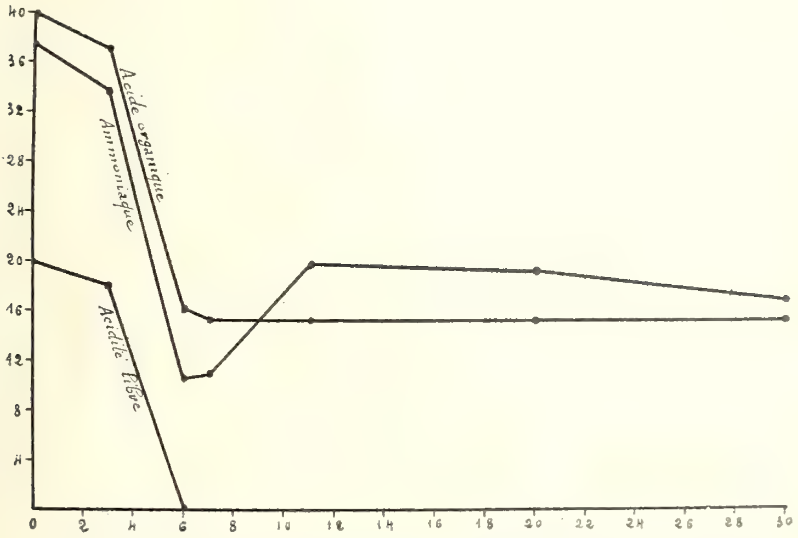
Si, avec les données des tableaux VIII et IX, je construis, pour chaque sel acide, les courbes relatives aux variations des phénomènes dont il y est question, j'obtiendrai les tracés suivants. Sur la ligne des abscisses sont portés les jours, sur celle des ordonnées l'acide organique total et l'acidité apparente (c'est-à-dire libre), en centimètres cubes de solution normale ; l'ammoniaque, en centimètres cubes de solution décinormale.

La quantité d'acide organique que renferment, au début, tous les milieux de culture, correspond à 40 centimètres cubes de solution normale alcaline ou acide. Par conséquent, pour les sels dont l'acide est bibasique, tels que les malates, succinates, tartrates, la teneur en acide libre, toujours au début de la culture, est volumétriquement égale à 20 centimètres cubes de la même solution normale ; le citrate monosadique à 26^{cmc},7 et le citrate bisodique à 13^{cmc},3.

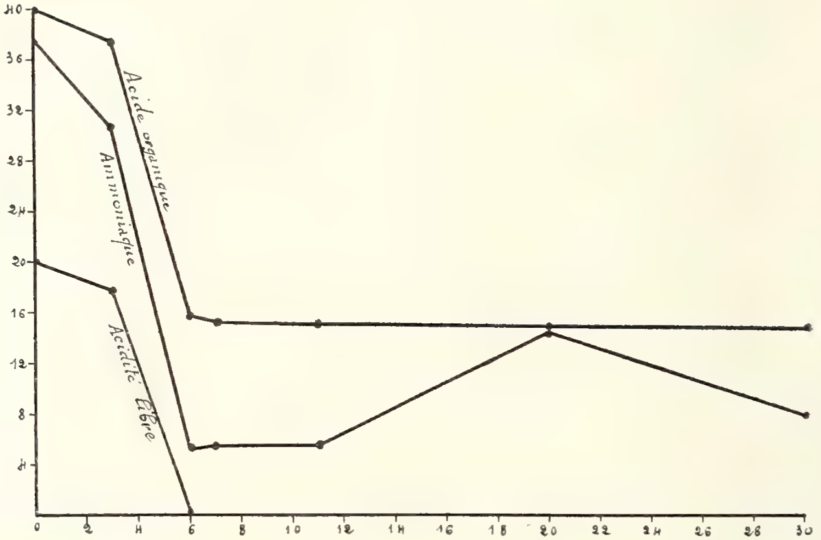
Quant à la teneur en ammoniaque des mêmes milieux de culture, elle est équivalente à celle de 37^{cmc},5 de solution décinormale de ce composé.



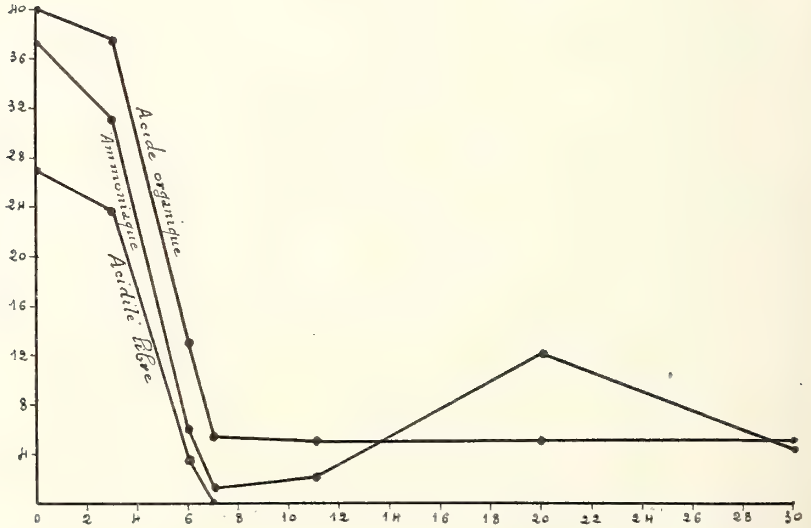
Courbes 19. — Variations de l'acidité libre, de l'acide organique et de l'ammoniaque en milieu *malate monosodique*.



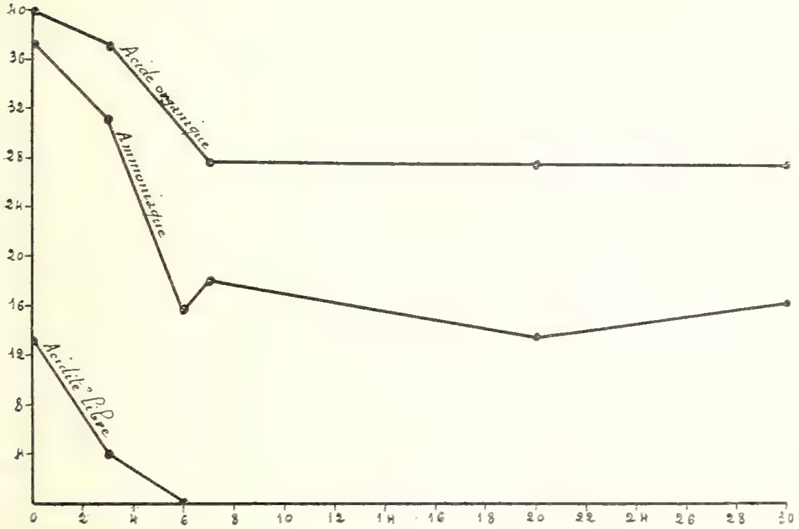
Courbes 20. — Variations de l'acidité libre, de l'acide organique et de l'ammoniaque en milieu *tartrate monosodique*.



Courbes 21. — Variations de l'acidité libre, de l'acide organique et de l'ammoniaque en milieu *succinate monosodique.*



Courbes 22. — Variations de l'acidité libre, de l'acide organique et de l'ammoniaque en milieu *citrate monosodique.*



Courbes 23. — Variations de l'acidité libre, de l'acide organique et de l'ammoniaque en milieu *citrate bisodique*.

Ces courbes, dont l'allure générale pour chaque acide est bien semblable, montrent clairement que :

L'acidité apparente, l'ammoniaque et l'acide organique total restant dans chaque milieu diminuent ensemble avec une remarquable proportionnalité.

Vers le septième ou onzième jour, au plus tard, l'acide organique n'est plus assimilé, le milieu ne renferme plus d'acidité libre, c'est-à-dire d'acide organique libre et l'ammoniaque atteint son minimum. Ces moments coïncident avec ceux où les rendements, les poids secs et l'utilisation des acides sont maxima. En somme, ces courbes sont, à ce point de vue, les mêmes que celles des acides libres, ce qui ne peut surprendre, puisque l'action de ces sels doit être uniquement attribuée à l'acide libre qu'ils contiennent.

L'ammoniaque seul augmente ensuite et passe par un maximum vers le vingtième jour, puis diminue. Ce maximum rencontré chez tous les sels acides et si tardivement dans le cours du développement du *Penicillium*, est bien difficile à expliquer : peut-être est-il produit par l'alcalinité sodique du milieu, qui met en liberté de l'ammoniaque dont la volatilisation s'effectuerait peu à peu.

§ III. – NUTRITION CARBONÉE A L'AIDE DES SELS NEUTRES ORGANIQUES

Ces milieux ont, fait assez surprenant, empêché toute germination des spores de *Penicillium*. Ce Champignon a pourtant à sa disposition toujours la même quantité de carbone, mais il ne peut libérer l'acide organique de sa combinaison sodique pour se l'assimiler. Ces expériences confirment bien les résultats obtenus dans le chapitre précédent : on a vu, en effet, que l'acide libre des sels acides était seul utilisé.

Le *Penicillium* adulte ne parvient pas non plus à vivre dans de tels milieux, car les quelques tubes mycéliens qui accompagnent les spores d'ensemencement, examinés plus tard au microscope, offrent, pour la plupart, un aspect moniliforme très accentuée qui ferait croire à un observateur non prévenu, qu'il se trouve en présence de cellules de Levures isolées et en chaîne. On constate ainsi tous les états intermédiaires entre le mycélium type et la Levure la plus parfaite.

Conclusions générales de la troisième partie.

De toutes ces recherches sur le *Penicillium glaucum*, je puis conclure que :

1° Les acides malique, tartrique, succinique et citrique sont parfaitement assimilés, ce que l'on savait déjà. Pourtant, d'après Duclaux, l'acide malique devait être considéré plutôt comme un antiseptique pour ce même Champignon. L'acide oxalique, par contre, est très toxique.

2° Les doses croissantes de ces composés ternaires font baisser de plus en plus le rendement p. 100 d'aliment consommé, contrairement au glucose, aliment type.

3° Les acides précédents peuvent se classer ainsi, d'après leur action nutritive décroissante : acide succinique, malique ou citrique, tartrique et, bien loin derrière, l'acide oxalique.

Le premier fournit des rendements légèrement inférieurs à ceux obtenus avec le glucose et l'acide tartrique est un aliment médiocre. Les acides malique et citrique sont à peu près équivalents ; aussi, tantôt c'est celui-ci qui est supérieur à celui-là, tantôt c'est l'inverse qui se produit.

Toutes ces différences dans leurs qualités nutritives découlent très probablement de leur toxicité spécifique.

4° Si l'on cherche à établir une relation entre la constitution chimique de ces corps et leur pouvoir nutritif, on remarque que, utilisés comme ils l'ont été, c'est-à-dire à des doses telles qu'ils renferment le même poids de carbone et la même acidité (1), ils sont d'autant plus alibiles qu'ils opposent à la grande toxicité des radicaux acides (COOH—COOH) un plus grand nombre de fonctions carbures $(CH)^2$ et moins de fonctions alcooliques (CHOH et COH).

5° L'augmentation d'acidité du milieu glucosé, plusieurs fois signalée avec d'autres Moisissures, est due ici à de l'acide nitrique libre. Si ce phénomène n'est pas constatable dans les milieux acides, tels qu'ils sont constitués, cet acide minéral est néanmoins libéré de sa combinaison ammoniacale. Et sa production est bien générale, car elle dépend de la nutrition du *Penicillium*, partant de sa vie même. Très certainement il en est de même pour beaucoup d'autres Champignons, sinon pour tous : la condition *sine qua non*, est que le Végétal puise de préférence son azote à l'ammoniaque.

6° Au fur et à mesure que la teneur en ammoniaque des milieux de culture décroît, celle de l'acide nitrique libre augmente ; et, lorsque la première parvient à son *minimum*, la seconde atteint son *maximum*. Ensuite de l'ammoniaque se régénère et de l'acide nitrique disparaît, très probablement par neutralisation, ce qui entraîne une diminution de l'acidité des liquides. Une partie, plus ou moins grande, d'acide nitrique est également assimilée par le *Penicillium* avant l'utilisation complète de l'acide organique, selon les exigences en azote du mycélium.

7° Dans les cultures, surtout lorsque le développement est assez lent, le rendement atteint son maximum bien avant celui du poids sec. Et le maximum du poids sec se produit dans le début de la sporulation, qui elle-même précède un peu la consommation totale de l'acide organique.

8° Les rendements p. 100, qu'ils soient déterminés aussitôt après l'assimilation complète des acides, comme cela se fait habituellement, ou bien au moment où les poids secs sont maxima, gardent entre eux les mêmes rapports, bien que leurs valeurs absolues, pour le même aliment, soient très différentes.

---

(1) Sauf l'acide oxalique.

9° Après la disparition de l'acide organique dans les milieux, les poids secs et les rendements d'une même culture diminuent dans de grandes proportions : il se produit une autophagie du Végétal et de l'ammoniaque est diffusé dans le liquide sous-jacent.

10° Les sels acides organiques de sodium sont également nutritifs, mais l'acide libre seul est assimilé : l'acide combiné reste intact.

11° Le classement de ces sels acides d'après leur action favorable décroissante, en se basant sur les poids secs maxima, est la suivante : succinate, citrate monosodique, malate, tartrate et citrate bisodique.

12° La comparaison des rendements obtenus avec deux cultures développées, l'une en présence d'un sel acide, l'autre de son acide libre correspondant, les milieux renfermant la même quantité de carbone, est tout à l'avantage du sel acide. Il en est également de même, fait assez étrange, si l'on compare les rendements et poids secs maxima de deux semblables cultures, mais dont le milieu « sel acide » renferme une teneur en carbone double (1) de celle du milieu « acide libre », ce qui réalise pour ces liquides une même acidité organique au point de vue titrimétrique. Autrement dit, d'une façon plus explicite, deux acidités organiques égales, volumétriquement, offertes au *Penicillium*, l'une constituée par un sel acide, l'autre par l'acide libre correspondant, le premier possède un pouvoir nutritif plus graud que le second. Il y a évidemment là une relation, de cause à effet, entre les énergies chimiques des diverses acidités de ces corps polyvalents et leur toxicité. J'ai également constaté très nettement le même fait chez les Algues et, moins accentué, chez les Phanérogames.

13° Les sels neutres organiques de sodium, dans un milieu neutre, ne sont pas du tout assimilables : ce qui confirme bien les résultats négatifs obtenus avec la partie combinée des sels acides.

---

(1) On a vu que la moitié seule de ce carbone, celle qui existe à l'état d'acide libre, est utilisée par le *Penicillium*.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES DU TRAVAIL

Chaque partie de ce travail se termine par des conclusions très détaillées que j'estime inutile de résumer ici à nouveau, et auxquelles je renvoie le lecteur. En raison de la biologie spéciale des plantes étudiées, appartenant d'ailleurs aux groupes les plus différents que sont les Phanérogames, les Algues et les Champignons, il n'y a pas lieu de s'étonner que les conclusions particulières à chacun de ces groupes puissent difficilement se résumer en une formule d'ensemble. Néanmoins, de mes recherches sur la nutrition carbonée des Plantes à l'aide des acides organiques, libres et combinés, je puis tirer les conclusions générales suivantes :

Les acides succinique, malique, citrique, tartrique et très probablement oxalique, libres ou combinés, sont parfaitement absorbés et assimilés par les Végétaux. Et l'ordre dans lequel je viens de les citer est, pour les acides libres, celui de leur action nutritive décroissante ou de leur toxicité croissante (1). Dans les conditions pondérables où ils ont été expérimentés, la nocivité des acides libres, qui est due aux fonctions acides, est d'autant plus atténuée que le noyau, s'il existe, de ces composés renferme plus de radicaux carbures et moins de radicaux alcooliques.

Deux acidités organiques, volumétriquement égales, offertes à la Plante, l'une à l'état d'acide organique libre et l'autre sous la forme du sel acide correspondant, la première est plus toxique et partant moins nutritive que la seconde.

Des différences spécifiques, d'ordre physiologique, existent, au point de vue alibile, entre les groupes végétaux précédents, d'une part et les acides organiques à l'état libre ou combiné, d'autre part. C'est ainsi que les Phanérogames utilisent indistinctement les acides libres et leurs combinaisons potassiques ; les Algues, très sensibles à l'acidité du milieu, n'assimilent que les sels neutres de potassium. Quant aux Champignons, ils tirent parti des acides organiques libres, de l'acide libre seul des sels acides de sodium et pas du tout de l'acide des sels neutres ou de l'acide combiné des sels acides (1).

---

(1) Pour la même quantité de carbone et la même acidité.

Les acides organiques, libres et combinés, si fréquemment rencontrés chez les Phanérogames y jouent, en dernière analyse, un rôle nutritif manifeste ; il resterait à préciser le processus interne de transformation de ces composés.

En terminant l'exposé de ce travail, fait au laboratoire de Botanique de la Sorbonne, je tiens à remplir un bien agréable devoir en remerciant d'abord Monsieur le Professeur G. Bonnier de la bienveillante hospitalité qu'il m'a accordée dans son laboratoire où il m'a constamment témoigné tant de sympathie. Je prie ensuite Monsieur le Professeur Molliard, qui pendant quatre années consécutives à suivi journellement mes recherches et les a encouragées de ses si précieux conseils, d'accepter l'hommage de ma profonde et inaltérable gratitude.

---

(1) Le sodium n'ayant aucune action nutritive sur le *Penicillium*, on peut m'objecter que, peut-être, c'est la raison pour laquelle ses sels organiques ne sont pas assimilés. Mais, des expériences poursuivies avec les sels organiques de potassium m'ont donné les mêmes résultats négatifs. Le *Sterigmatocystis nigra* également, en milieu malate neutre de potassium, ne se développe pas : il en serait évidemment de même avec les autres sels organiques.

BIBLIOGRAPHIE

PREMIÈRE PARTIE

Phanérogames.

Acton (H.). — The assimilation of carbon by green plants from certain organic compounds (*Proceedings of the Royal Society*, mai 1889).

Agulhon. — Recherches sur la présence et le rôle du bore chez les végétaux (*Thèse de Doctorat ès sciences*, Paris, 1910).

André. — Chimie agricole.

Astruc. — Recherches sur l'acidité végétale (*Thèse de Doctorat ès sciences*. Paris, 1903).

Aubert. — Recherches physiologiques sur les plantes grasses (*Thèse de Doctorat ès sciences*, Paris, 1892).

Berthelot et André. — Sur l'existence dans les végétaux de principes dédoublables avec production d'acide carbonique (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, t. CXIX, 1894),

Böhn. — Berichte der chemisch. Gesellschaft (*Bot. Zeitung*, 1883).

Bokorny. — Ueber Kohlensaüreassimilation (*Biolog. Centralblatt*, 1892).

Bonnier et Mangin. — Sur les variations de la respiration avec le développement (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, t. C, 1885).

Bonnier et Mangin. — Sur la respiration des végétaux (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, t. C, 1885).

Bonnier et Mangin. — La fonction respiratoire chez les végétaux (*Ann. des sc. nat., Bot.*, 7^e^ série, t. II 1885).

Boussingault. — Chimie agricole, t. II, p. 378 (1864).

Bréal. — Alimentation des végétaux par l'humus et les matières organiques (*Ann. agron.*, t. XX, p. 343).

Brongniart. — *C. R. de l'Acad. des Sc.*, Paris, 1828.

Coupin. — Sur la toxicité des composés du sodium, du potassium et de l'ammonium sur les végétaux supérieurs (*Revue gén. de bot.*, t. XII, 1900). — Sur la sensibilité des végétaux supérieurs à l'action utile des sels de potassium (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, Paris, t. CXXXII, 1901).

Charabot et Hébert. — Recherches sur l'acidité végétale (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, t. CXXXVIII, 1904).

Charabot. — Genèse des composés terpéniques dans les végétaux (*Thèse de Doctorat ès sciences*, Paris, 1900).

Corenwinder. — Recherches chimiques sur la végétation (*Ann. des sc. nat., Bot.*, 5^e^ série, t. I, 1864).

Dehérain et E. Bréal. — Recherches sur l'influence des matières minérales dans la germination (*Ann. agron.*, t. IX, p. 58).

Dehérain et Moissan. — Recherches sur l'absorption d'oxygène et l'émission d'acide carbonique par les plantes maintenues à l'obscurité (*Ann. des sc. nat. Bot.*, 5^e^ série, t. XIX, 1874).

Demoussy. — Sur la végétation dans des atmosphères riches en acide carbonique (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, Paris, t. CXXXVI, 1903).

Demoussy. — Sur la végétation dans des atmosphères riches en acide carbonique (*C. R. de l'Acad. des Sc.*. Paris, t. CXXXIX, 1904).

Detmer. — Pflanzenphysiologie, 1883.

Duclaux. — Note sur la germination dans un sol riche en matières organiques mais privé de microbes (*Ann. de l'Inst. Pasteur*, 1895, p. 896).

Gerber. — Recherches sur la maturation des fruits charnus (*Thèse de Doctorat ès sciences*, Paris, 1897).

Gerber et Berg. — Sur la recherche des acides organiques dans quelques Mésembryanthémées (*Revue gén. de bot.*, t. VIII, p. 295, 1896).

Gain (E.). — Recherches sur le rôle physiologique de l'eau dans la végétation (*Ann. des sc. nat. Bot.*, t. XX, 1895).

Grandeau. — Recherches sur le rôle des matières organiques du sol dans les phénomènes de la nutrition des végétaux (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, Paris, t. XXIV, p. 988).

Hötter. — *Landwirths. Versuchst.* Bd XXXVII, 1890.

Hugo de Mohl. — Grundzüge der Anatomie und Physiologie, 1851.

Jumelle. — Recherches physiologiques sur le développement des plantes annuelles (*Revue gén. de bot.*, t. I, 1889).

Kraus. — Die Acidität des Zellsaftes (*Abhandlungen der Nat. Gesells. zu Halle*, Bd XVI, 1884).

Laurent (Émile). — Recherches expérimentales sur la formation d'amidon dans les plantes aux dépens des solutions organiques (*Bull. de la Soc. royale de Belgique*, t. XXVI, 1888).

Laurent (Jules). — Recherches sur la nutrition carbonée des plantes vertes à l'aide de matières organiques (*Thèse de Doctorat ès scicnces*, Paris, 1903).

Lefevre (J.). — De l'influence de divers milieux nutritifs sur le développement des embryons de *Pinus pinea* (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, t. CXLVIII, p. 1533-1909).

Liebig. — Die organ. Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie, 1840.

Lond. — Versuchsst., t. XXI.

Lubimenko. — Influence de l'absorption des sucres sur les phénomènes de la germination des plantules (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, Paris, t. CXLIII, 1906).

Maige et Nicolas. — Influence de la concentration des solutions de quelques sucres sur la respiration (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, Paris, t. CXLVII, 1908).

Mangin. — Sur les modifications apportées dans les échanges gazeux normaux par la présence des acides organiques (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, Paris, t, CIX, 1889).

Maquenne. — Sur la respiration des feuilles (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, Paris, t. CXIX, 1894).

Maquenne. — Sur le mécanisme de la respiration végétale (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, Paris, t. CXIX, 1894).

Maquenne. — La respiration des plantes vertes (*Revue gén. des sc.*, t. XVI, 1905).

Mazé. — L'assimilation des hydrates de carbone et l'élaboration de l'azote organique dans les végétaux supérieurs (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, Paris, 1899).

Mazé et Perrier. — Recherches sur l'utilisation de quelques substances ternaires par les végétaux à chlorophylle (*Ann. de l'Inst. Pasteur*, t. VIII, 1904).

Nicolas. — Recherches sur la respiration des organes végétatifs des plantes vasculaires (*Thèse de Doctorat ès sciences*, Paris, 1909).

Palissy (Bernard de). — Traité des sols et de l'agriculture, 1563.

Palladine. — Influence de la nutrition par diverses substances organiques sur la respiration des plantes (*Revue gén. de bot.*, t. XIII, 1901).

Petermann. — Recherches sur la dialyse des terres arables (*Bull. de l'Acad. royale de Belgique*, 3^e série, t. III, 1883).

Priestley. — Recherches sur diverses espèces d'air, 1772.

Promsy (M^{lle}). — Du rôle des acides dans la germination (*Thèse de Doctorat ès sciences*, Paris, 1912),

Purjewicz. — Die Bildung und Zersetzung der organischen Saüren bei den höheren Pflanzen (*Bot. Centralbl.*, Bd LVIII, 1894).

Purjewicz. — Physiologische Untersuchungen über Pflanzenathmung (*Jahrb. für Wiss. Bot.*, Bd XXXV, 1900).

Sachs. — Physiologie végétale, 1868.

Saussure (de). — Recherches chimiques sur la végétation, 1804.

Stützer. — Ueber die Metamorphosen der Gruppen COOH — CHOH, CH^3 und CH^2 in den lebenden Pflanzen (*Berichte der deuts. chem. Gesells.* t. IX, p. 1395, 1896).

Stützer. — Beziehungen zwischen der chemische Constitution gewisser organischen Verbindungen und ihrer physiologische Bedeutung für die Pflanze (*Jahresb. agrik. Chemie*, t. XX, p. 201, 1877).

Vries (H. de). — Ueber die periodische Saürebildung der Fettpflanzen (*Bot. Zeit.*, Bd XLII, 1884).

Vries (H. de). — Ueber die Periodicität in Saüregehalte der Fettpflanzen. (*Naturkunde, 3. Reecks Deel. Amsterdam, 1884*).

Vries (H. de). — *Botanische Zeitung*, 1879.

Warburg. — Ueber die Bedeutung der organischen Saüren für den Lebensprozess der Pflanzen (*Untersuch. aus dem. Bot. Inst. zu Tubingen*, Bd II, 1886).

Wiesner. — Sitzungsberichte der Kaiserlichen Acad. der Wissenschaften. 1874.

Wolmy. — La décomposition des matières organiques et les formes d'humus dans leurs rapports avec l'agriculture (*Ann. Sc. agron. française et étrangère*, 1898-1900.

DEUXIÈME PARTIE

Algues.

Artari. — Ueber die Bildung des Chlorophylls durch grüne Algen (*Berichte der deutsch. botan. Gesellsch.*, 1902, Bd XX, p. 201).

Bokorny. — Ueber die organische Ernährung grüner Pflanzen und ihre Bedeutung in der Natur. (*Biologische Centralblatt*, 1897).

Bokorny et Loew. — Chemische-physiologische Studien über Algen (*Journ. für praktische Chemie*, 1887, p. 272).

Combes (R.). — Détermination des intensités lumineuses optima pour les végétaux, aux divers stades du développement (*Ann. des sc. nat., Bot.*, 9^e série, t. XI, 1910).

Combes (R.). — Influence de l'éclairement sur le développement des Algues (*Bull. de la Soc. bot. de France*, t. LIX, 1912).

Charpentier. — Recherches sur la physiologie d'une Algue verte (*Thèse de Doctorat ès sciences*, Paris, 1903).

Grintzesco (J.). — Contribution à l'étude des Protococcacées : *Chlorella vulgaris* (*Revue gén. de bot.*, t. XV, p. 5, 1903).

Jacobsen. — Kulturversuche mit einigen niederen Volvocaceen (*Zeitschr. für Botanik.*, 1910, Bd II, Heft 3, p. 145).

Kufferath. — Contribution à la physiologie d'une Protococcacée nouvelle (*Chlo-*

rella luteo-viridis (Chodat) (*Recueil de l'Inst. bot. Léo Errera*, t. IX, p. 113).

Lœw et Bokorny. — Voy. Bokorny et Lœw.

Matruchot et Molliard. — Variation de structure d'une Algue verte sous l'influence du milieu nutritif (*Revue gén. de bot.*, 1902, vol. XIV, p. 193).

Meinhold. — Beiträge zur Physiologie der Diatomeen (*Beitr. zur Biologie der Pflanzen*, 1911, Bd X, p. 353).

Migula. — Ueber den Einfluss starkverdünnter Saürelösungen auf Algenzellen (*Inaugural Dissert.*, Breslau, 1888).

Pfeffer. — Pflanzenphysiologie, II. Auflage.

Richter (O.). — Zur Physiologie der Diatomeen II. Die Biologie der *Nitzschia putrida* (Benecke) (*Denkschr. d. K. K. Akad. Wien.*. 1909 ; *Math. Naturw.*, kl. LXXXIV).

Treboux (O.). — Organische Saüre als Kohlenstoffquelle bei Algen (*Berichte der deutsch. botan. Gesells.*, 1905, Bd XXII, p. 432).

Zunstein. — Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* (Klebs) (*Jahrb. für wissens. Botan.*, 1900, Bd XXXIV, p. 174).

TROISIÈME PARTIE

Champignons.

Artari. — Pringsheim's Jahrbücher für wissensch. Botanik, Bd XL, 1904, p. 593.

Beijerinck. — Bericht über meine Kulturen niederer Algen auf Nährgelatine (*Centralbl. für Bakt.*, 1893, Bd XIII).

Beijerinck. — Ueber Oligonitrophilen Mikroben (*Centralbl. für Bakt.*, 1893, Bd VII, p. 561).

Bokorny. — Versuche über die Kohlenstoff = und Stickstoffernährung der Pilze (*Chem. Centralbl.*, 1896).

Bonnier et Mangin. — Recherches sur la respiration des Champignons (*Ann. des Sc. nat.*, *Bot.*, 6e série, t. XVII, 1884).

Bouchardat. — De l'action qu'exercent sur les plantes les substances organiques et inorganiques toxiques pour les animaux (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, Paris, t. XVII, 1843).

Diakonow. — Organische Substanz als Nährsubstanz (*Deutsche Bot. Gaz.*, v. 380, 1887).

Duclaux. — Chimie biologique, Paris, 1883.

Duclaux. — Traité de microbiologie, t. I et IV.

Duclaux. — Valeur alimentaire de quelques substances pour *Aspergillus niger* (*C. R. de la Soc. de biol.*, 1885).

Duggar. — Physiological studies with reference to the germination of certain fungous spores (*Bot. Gaz.*, vol. XXI, 1901).

Elfving. — Studien über den Einwirkung des Lichtes auf die Pilze (Helsingfors, 1890).

Errera. — L'épiplasme des Ascomycètes et le glycogène des végétaux (*Thèse d'agrég. ès sciences*, Bruxelles, 1882).

Errera. — Sur l'existence du glycogène dans la levure de bière (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, Paris, t. CI, 1885).

Fernbach. — Recherches sur la sucrase, diastase inversive du sucre de canne (*Thèse de Doctorat ès sciences*, Paris, 1890).

Gayon. — Faits pour servir à l'histoire physiologique des Moisissures (*Soc. des sc. de Bordeaux*, 1878).

Gerber. — Recherches sur la maturation des fruits charnus (*Thèse de doctorat ès sciences*, Paris, 1897).

Heald. — On the toxic effect of dilute solutions of acids and solts upon plants (*Bot. gaz.*, vol. XXII, 1896).

Heckel et Chareyre. — Des champignons au point de vue évolutif (*Bull. de la Soc. mycol. de France*, 1885).

Jodin. — *C. R. de l'Acad. des Sc.*, Paris, t. LIV, p. 913, 1862.

Jodin. — *Ibid.*, t. LIII, p. 125.

Jodin. — *Ibid.*, t. LV, p. 612.

Jodin. — *Ibid.*, t. LVII, p. 434.

Kayser et Boullanger. — *Ann. de la brasserie et de la distillerie*, t. I, 1898.

Klebs. — Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze (*Pringsh. Jahrb. für wiss. Bot.*, Bd XXXV, Heft. 1, 1900).

Kiesel. — Recherches sur l'action de divers acides et sels acides sur le développement de l'*Aspergillus niger* (*Ann. de l'Inst. Pasteur*, t. XXVII, p. 391, 1913).

Krüger. — Beiträge zur Kenntniss der Organismen der Saftflusses der Laubbaüme (*Zopf's Beitr. zur Physiol. und Morphol. niederer Organismen*, 1894, Heft IV, p. 69).

Laborde (J.). — Recherches physiologiques sur une moisissure nouvelle, l'*Eurotropsis Gayoni* (*Thèse de Doctorat ès sciences*, Paris, 1896).

Laurent (E.). — Nutrition hydrocarbonée et formation du glycogène dans la levure de bière (*Ann. de l'Inst. Pasteur*, t. III, 1889),

Lesage. — Recherches expérimentales sur la germination des spores de *Penicillium glaucum* (*Ann. des sc. nat.*, 8e série, t. I, 1896).

Matruchot. — Recherches sur le développement de quelques Mucédinées (*Thèse de Doctoral ès sciences*, Paris, 1892).

Marchand. — Botanique cryptogamique.

Meissner. — Studien über des Zähewerden von Mist und Wein (*London Jahrb.*, t. XXVII, 1898).

Müller-Thurgau. — Ueber den Ursprung der Weinhefen (*Weinb. und Weinh.*, no 40 et 41, 1889).

Muntz. — Recherches sur les fonctions des Champignons (*Ann. de phys. et de chim.*, t. VIII, 1876).

Nægeli. — Ueber die Fettbildung bei niederen Pilzen (*Untersuch. über nieder. Pilze*, Munich, 1882).

Nægeli. — Der Ernährungchemismus der niederen Pilze (*Sitzungsber. der Kön. Bayer Akad. d. Wiss.*, 1880).

Pasteur. — Études sur la bière, 1876.

Pasteur. — Conditions de culture du *Penicillium glaucum* (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, Paris, t. LI, 1860).

Raulin. — Études chimiques sur la végétation. Recherches sur le développement d'une Mucédinée dans un milieu artificiel (*Ann. des sc. nat.*, 1869).

Renard (Alfred Le). — Essai sur la valeur antitoxique de l'aliment complet et incomplet (*Thèse de Doctorat ès sciences*, Paris, 1907).

Ripke-Otto. — Das Verhalten einiger Fungi imperfectii zu organischen Saüren (*Heidelberg Buch und Kunstdruckerei Rössler et Herbert*, 1910).

Roux et Linossier. — Recherches morphologiques sur le Champignon du muguet (*Arch. de méd. expér.*, 1890, p. 62).

Schukow. — *Centralbl. für Bakt.*, 2e partie, t. II, p. 601, 1896.

Seifert. — Bericht über die Tätigkeit der K. (*Chem. Phys. Versuch. Klosterneuburg*, 1899).

Stützer. — Ueber die Beziehungen zwischen der chemische Constitution gewisser organischen Verbindungen und ihrer physiologische

Bedeutung für die Pflanze (*Landwirth. Versuchstat*, Bd XXI, 1877).
Tanret. — *Bull. de la Soc. de chim.*, 3^e série, t. XVII, 1897, p. 914.
Wehmer. — Oxalsaüres ammon. als pilzliches Stoffwechselproduct bei Ernährung durch Eiweiss (*Jahrb. d. naturhist. Gess. zu Hanover*, 1892).
Wehmer. — Entstehung und physiologische Bedeutung der Oxalsaüre im Stoffwechsel einiger Pilze (*Bot. Zeit.*, 1891).

TABLE DES MATIÈRES

Introduction 289

PREMIÈRE PARTIE

Nutrition carbonée des Phanérogames à l'aide des acides organiques libres et combinés.

Historique 292
Plan 296

CHAPITRE PREMIER

Technique.

1° Choix de la plante, sujet d'expérience 299
2° Triage des graines de Radis 299
3° Stérilisation des graines de Radis 300
4° Ensemencement et germination des graines de Radis. Repiquage des plantules 301
5° Description du tube à culture. Milieux nutritifs employés. Préparation des tubes à culture. Exposition des plantes 301
6° Détermination de la toxicité des acides organiques. Leurs concentrations adoptées 304
7° Préparation des sels acides et neutres de potassium ainsi que de leurs milieux 305
8° Récolte des pieds de Radis. Leurs poids frais et sec. Dosage de l'eau et des cendres 305
9° Détermination des diverses acidités végétales : acidité relative, acidité combinée et acidité totale 306
10° Échanges gazeux à l'obscurité : coefficient respiratoire et intensité respiratoire 307
11° Échanges gazeux à la lumière : analyse de l'air confiné des tubes à culture 308

CHAPITRE II

Nutrition carbonée à l'aide des acides organiques libres.

§ 1. — *Influence des acides organiques sur le rendement et la turgescence.* 312
A. — Cultures en atmosphère libre :
1° Sur substratum ponce 313
2° — sable 314
3° — ouate 315
Stabilité des acides organiques. Leur absorption par les racines.... 315
B. — Cultures en atmosphère confinée :
1° Sur substratum ponce 318
2° — sable 319
3° — ouate 320

Conclusions du paragraphe 321
§ 2. — *Influence des acides organiques sur l'acidité interne* 322
A. — Cultures en atmosphère libre :
1° Sur substratum ponce 323
2° — sable 324
3° — ouate 324
B. — Cultures en atmosphère confinée :
1° Sur substratum ponce 325
2° — sable 326
3° — ouate 327
Conclusions du paragraphe 327
§ 3. — *Influence des acides organiques sur les échanges gazeux* 328
A. — Dans l'obscurité : Détermination du quotient et de l'intensité respiratoires des pieds de Radis développés en atmosphère libre :
1° Sur substratum ponce 329
2° — sable 330
3° — ouate 331
B. — A la lumière : Détermination de la quantité d'oxygène ou d'acide carbonique dégagé dans l'atmosphère confinée des tubes avec et sans plante, pendant la durée de la culture développée :
1° Sur substratum ponce 332
2° — sable 332
3° — ouate 332
Conclusions du paragraphe 333
Conclusions du deuxième chapitre 334

CHAPITRE III

Nutrition carbonée à l'aide des sels acides organiques.

§ 1. — *Influence des sels acides sur le rendement et la turgescence* 336
A. — Cultures en atmosphère libre :
1° Sur substratum ponce 336
2° — sable 337
3° — ouate 338
B. — Cultures en atmosphère confinée :
1° Sur substratum ponce 339
2° — sable 340
3° — ouate 341
Conclusions du paragraphe 342
§ 2. — *Influence des sels acides sur l'acidité interne* 342
A. — Cultures en atmosphère libre :
1° Sur substratum ponce 342
2° — sable 343
3° — ouate 343
B. — Cultures en atmosphère confinée :
1° Sur substratum ponce 344
2° — sable 345
3° — ouate 345
Conclusions du paragraphe 346
§ 3. — *Influence des sels acides sur les échanges gazeux* 346
A. — Dans l'obscurité : détermination du quotient et de l'intensité respiratoire des pieds de Radis développés en atmosphère libre :
1° Sur substratum ponce 347
2° — sable 347

3° Sur substratum ouate.. 348
B. — A la lumière : Détermination de la quantité d'oxygène ou d'acide carbonique dégagé dans l'atmosphère confinée des tubes avec et sans plante, pendant la durée de la culture développée :
1° Sur substratum ponce.. 348
2° — sable.. 349
3° — ouate.. 349
Conclusions du troisième chapitre.. 350

CHAPITRE IV

Nutrition carbonée à l'aide des sels neutres organiques.

§ 1. — *Influence des sels neutres sur le rendement et la turgescence*....... 352
A. — Cultures en atmosphère libre :
1° Sur substratum ponce.. 352
2° — sable.. 353
3° — ouate.. 353
B. — Cultures en atmosphère confinée :
1° Sur substratum ponce.. 354
2° — sable.. 355
3° — ouate.. 356
Conclusions du paragraphe.. 357
§ 2. — *Influence des sels neutres sur l'acidité interne*.. 357
A. — Cultures en atmosphère libre :
1° Sur substratum ponce.. 357
2° — sable.. 358
3° — ouate.. 358
B. — Cultures en atmosphère confinée :
1° Sur substratum ponce.. 359
2° — sable.. 360
3° — ouate.. 360
Conclusions du paragraphe.. 360
§ 3. — *Influence des sels neutres sur les échanges gazeux*.. 360
A. — Dans l'obscurité : Détermination du quotient et de l'intensité respiratoire des pieds de Radis développés en atmosphère libre :
1° Sur substratum ponce.. 361
2° — sable.. 361
3° — ouate.. 362
B. — A la lumière : Détermination de la quantité d'oxygène ou d'acide carbonique dégagé dans l'atmosphère confinée des tubes avec et sans plante, pendant la durée de la culture développée :
1° Sur substratum ponce.. 362
2° — sable.. 362
3° — ouate.. 363
Conclusions du quatrième chapitre.. 363

CHAPITRE V

§ 1. — *Morphologie des Radis développés dans les divers milieux organiques*.. 364
§ 2. — *Action nutritive comparée, sur le Radis, des acides organiques libres, de leurs sels acides et neutres de potassium*.. 365
Conclusions générales de la première partie.. 367

DEUXIÈME PARTIE

Nutrition carbonée des Algues à l'aide des acides organiques libres et combinés.

Historique et plan.. 370

CHAPITRE PREMIER

Technique.

1° Choix de l'Algue, sujet d'expérience........................ 373
2° Composition du milieu de culture........................ 374
3° Détermination de la toxicité des acides libres et de leurs combinaisons potassiques........................ 374
4° Concentrations et préparation des milieux organiques.......... 375
5° Récolte de l'Algue. Poids sec........................ 376
6° Dosage des acidités initiale et finale des milieux.............. 377
7° Échanges gazeux à la lumière : détermination du quotient respiratoire........................ 377

CHAPITRE II

Cultures d'Algues en atmosphère libre.

§ 1. — *Rendement des cultures de* Chlorella *en présence des acides organiques libres*........................ 378
§ 2. — *Rendement des cultures de* Chlorella *en présence des sels acides organiques de potassium*........................ 381
§ 3. — *Rendement des cultures de* Chlorella *en présence des sels neutres organiques de potassium*........................ 383
§ 4. — *Échanges gazeux à l'obscurité : Détermination du quotient respiratoire de* Chlorella *développé dans les divers milieux expérimentés*....... 385

CHAPITRE III

Cultures d'Algues en atmosphère confinée.

Rendement des cultures de Chlorella *en présence des acides organiques libres et de leurs sels de potassium*........................ 386
Conclusions générales de la deuxième partie........................ 388

TROISIÈME PARTIE

Nutrition carbonée des Champignons à l'aide des acides organiques libres et combinés.

Historique et plan.. 389

CHAPITRE PREMIER

Technique.

1° Choix du Champignon, sujet d'expérience........................ 395
2° Milieux de culture adopté........................ 395

3° Concentrations des acides organiques à expérimenter.... 395
4° Préparation des milieux renfermant les sels acides et neutres de sodium.. 397
5° Récipients employés pour le développement des cultures....... 397
6° Ensemencement des milieux.................................. 397
7° Récolte du Mycélium. Détermination de son poids sec. Calcul du rendement pour 100 grammes d'aliment consommé............. 398
8° Dosage des acidités totale, fixe et volatile des milieux constitués avec les acides libres 399
9° Dosage des acides organiques libres et combinés dans les milieux renfermant les sels acides organiques......................... 400
10° Dosage de l'ammoniaque existant dans les milieux de culture durant le développement du *Penicillium*....................... 401

CHAPITRE II

Nutrition carbonée à l'aide des acides organiques libres.

§ 1. — *Détermination des poids secs et des rendemenls pour* 100 *grammes d'aliment consommé des cultures de* Penicillium glaucum :
A. — Au moment où tous les acides organiques, utilisés à doses croissantes, sont complètement assimilés....................... 404
Interprétation des résultats obtenus............................ 405
B. — Pendant et après la période d'utilisation des acides organiques. 406
1° A divers moments fixés par les états végétatifs suivants : 406
a. Au début de la sporulation ;
b. En pleine sporulation ;
c. En sporulation avancée ;
d. Lorsque l'assimilation des acides est complète.
2° A des intervalles de temps courts et de plus en plus éloignés de l'ensemencement des cultures..................... 408
Conclusions du premier paragraphe.............................. 415
§ 2. — *Variations des acidités totale, fixe et volatile des milieux de culture pendant le développement du* Penicillium :
1° Variations des acidités totales.............................. 416
2° Variations des acidités fixe et volatile...................... 418
§ 3. — *Variations de l'ammoniaque restant dans les milieux de culture pendant le développement du* Penicillium........................ 421
Interprétation des résultats obtenus............................ 423

CHAPITRE III

Nutrition carbonée à l'aide des sels acides organiques.

§ 1. — *Poids secs et rendements pour* 100 *grammes d'aliment consommé, des cultures de* Penicillium *pendant son développement*.............. 426
Interprétation des résults obtenus.............................. 431
§ 2. — *Variations de l'acidité apparente, de la teneur en ammoniaque et en acide organique des milieux de culture de* Penicillium *pendant son développement* :
1° Variations des acidités apparentes et de la teneur totale en acide organique 431
2° Variations de l'ammoniaque.................................... 432
§ 3. — *Nutrition carbonée à l'aide des sels neutres organiques*........... 436
Conclusions générales de la troisième partie...................... 436
CONCLUSIONS GÉNÉRALES DU TRAVAIL.................................. 439

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Contribution à l'étude de l'influence du milieu aquatique sur les racines des arbres, par G. **Bondois** 1

Remarques sur la projection des graines d'*Oxalis*, par V. **Royole** 25

Les *Medinilla* de Madagascar, par H. **Jumelle** et **Perrier de la Bathie** 35

Recherches anatomiques sur les *Medinilla* de Madagascar, par H. **Jacob de Cordemoy** 67

Recherches sur la composition chimique de la membrane et le morcellement du thalle chez les Siphonales, par R. **Mirande** 147

Recherches sur l'*Achromatium oxaliferum*, par J. **Virieux** 265

Nutrition carbonée des plantes à l'aide des acides organiques libres et combinés, par P. **Ravin** 289

TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE VOLUME

Figures 1 à 9. — Racines aquatiques des arbres.

Figures 1 à 8. — Fruit des *Oxalis*.

Figures 1 à 26. — Structure des *Medinilla*.

Figures 1 à 46. — Thalle des Siphonales.

Figures 1 à 16. — *Achromatium*.

Figures 1 à 23. — Courbes des variations.

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

Bondois (G.). — Contribution à l'étude de l'influence du milieu aquatique sur les racines des arbres 1

Cordemoy (**Jacob de**). — Recherches anatomiques sur les *Medinilla* de Madagascar 67

Jumelle (H.). — Les *Medinilla* de Madagascar 35

Mirande (R.). Recherches sur la composition chimique de la membrane et le morcellement du thalle chez les Siphonales 147

Perrier de la Bathie. — Voir **Jumelle**.

Ravin (P.). — Nutrition carbonée des plantes à l'aide des acides organiques libres et combinés 289

Royole (V.). — Remarques sur la projection des graines d'*Oxalis* 25

Virieux (J.). — Recherches sur l'*Achromatium oxaliferum* 265

5968-13. — Corbeil. Imprimerie Crété.

15 APR. 1914